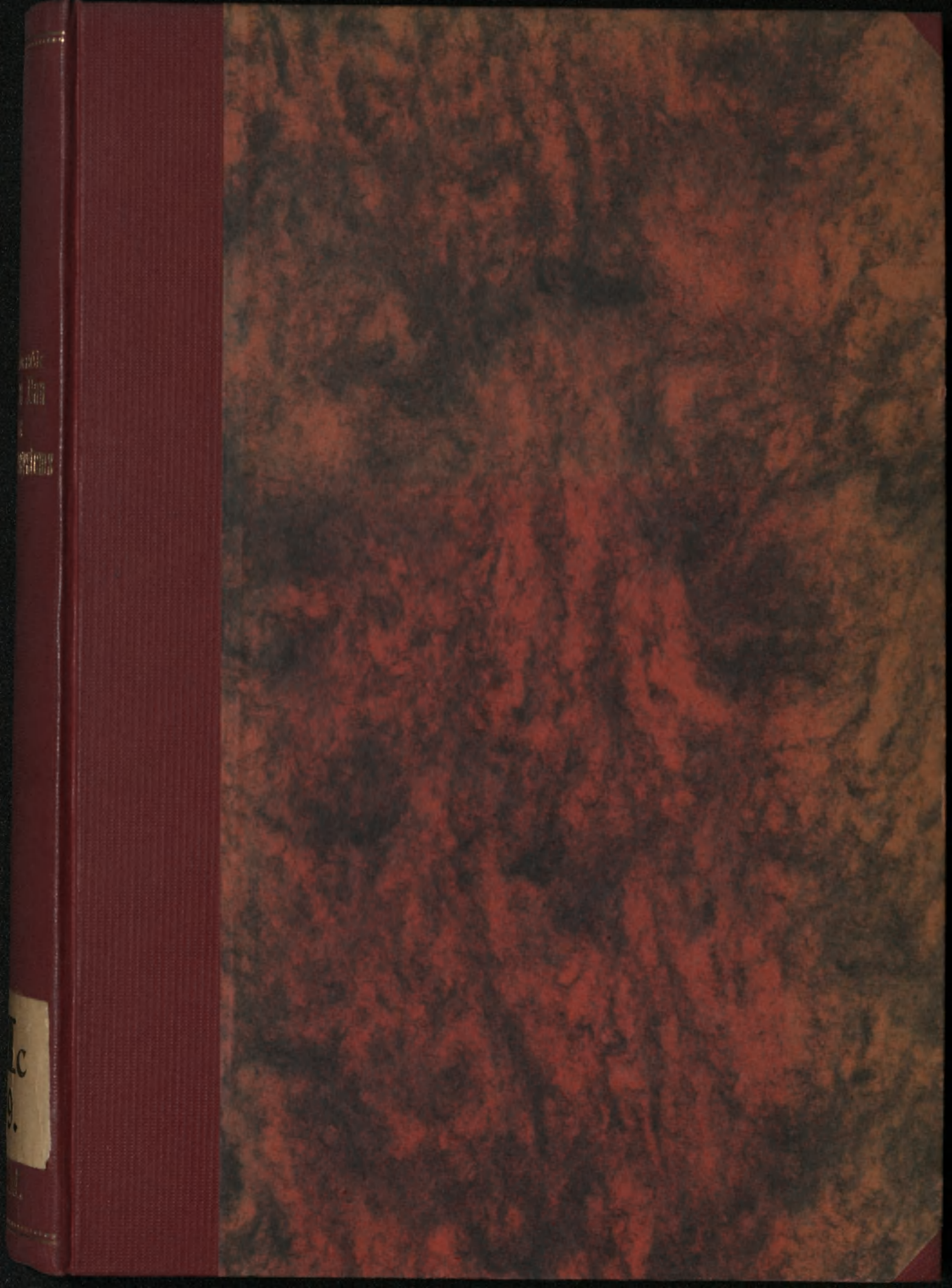
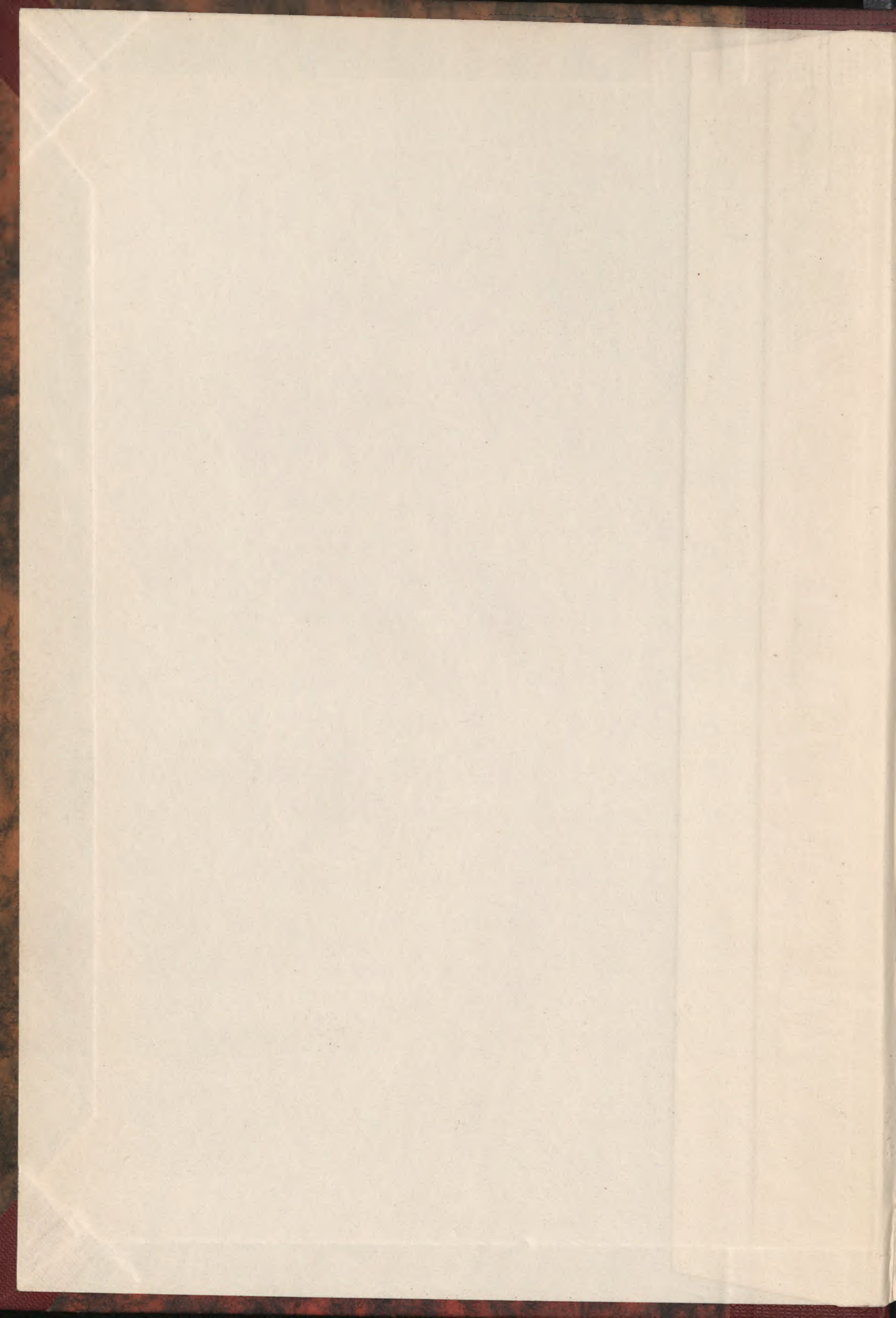
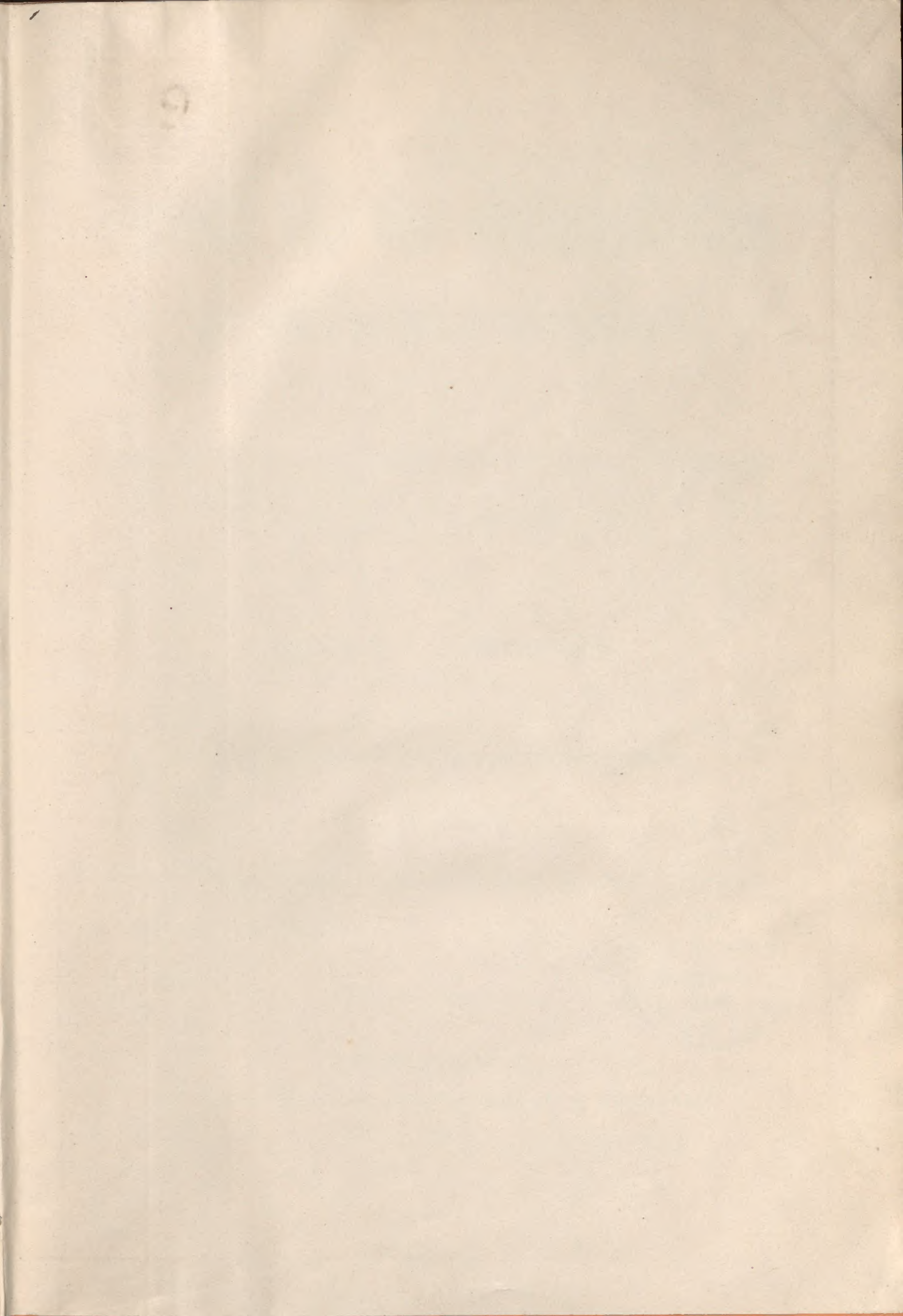
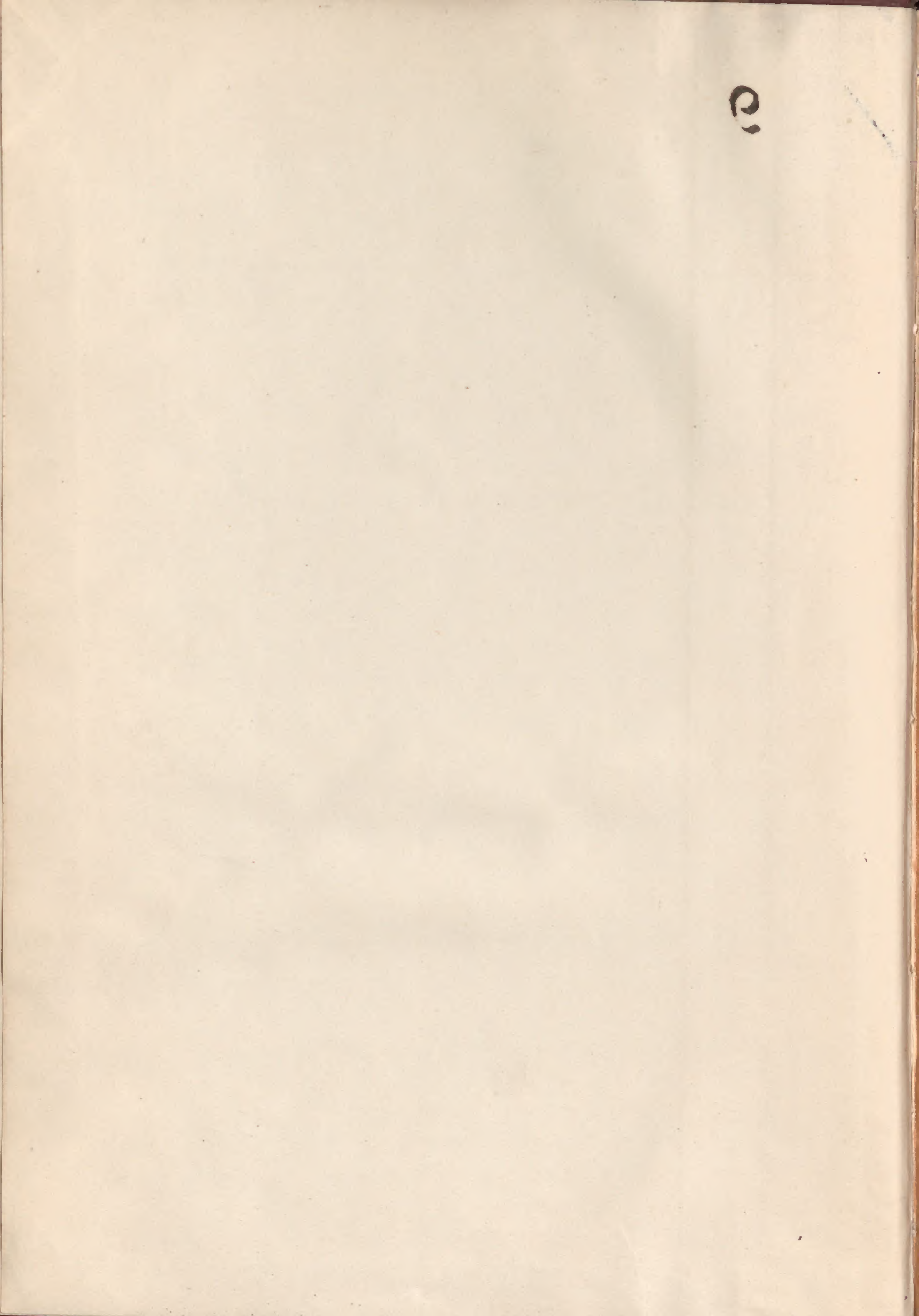








DER FEINERE BAU DES NERVENSYSTEMS

IM LICHTE NEUESTER FORSCHUNGEN.

EINE ALLGEMEINE BETRACHTUNG DER STRUKTURPRINZIPIEN DES NERVENSYSTEMS, NEBST EINER DARSTELLUNG DES FEINEREN BAUES DES RÜCKENMARKES

VON

MICHAEL v. LENHOSSÉK

IN WÜRZBURG.

ZWEITE, GÄNZLICH UMGEARBEITETE AUFLAGE.

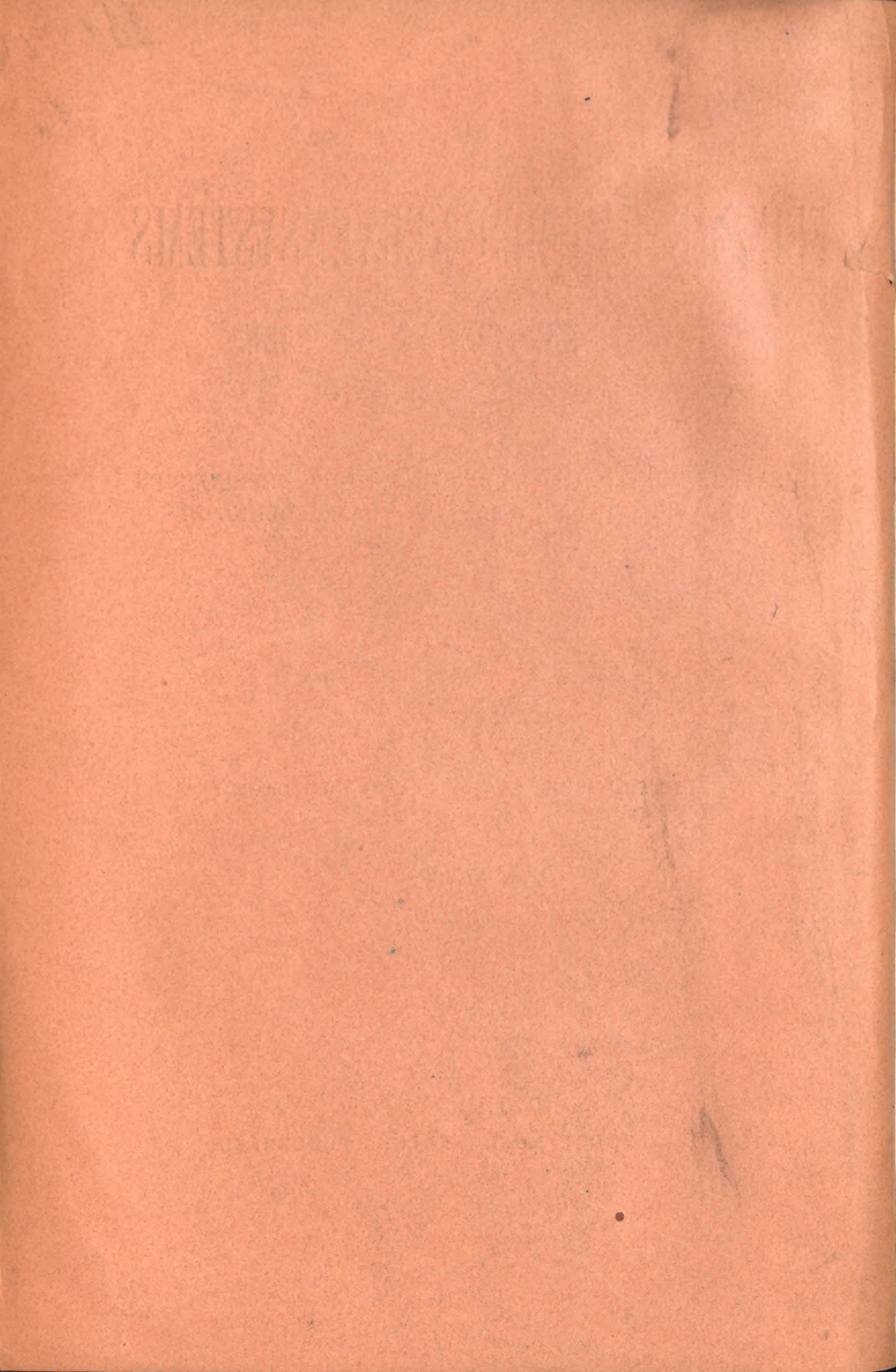
MIT 6 TAFELN UND 60 FIGUREN IM TEXT.



BERLIN NW. 6

FISCHER'S MEDICIN. BUCHHANDLUNG H. KORNFELD

1895.



DER

FEINERE BAU DES NERVENSYSTEMS

IM LICHTE NEUESTER FORSCHUNGEN.

EINE ALLGEMEINE BETRACHTUNG DER STRUKTURPRINZIPIEN DES NERVENSYSTEMS, NEBST EINER DARSTELLUNG DES FEINEREN BAUES DES RÜCKENMARKES

VON

MICHAEL v. LENHOSSÉK
IN WÜRZBURG.

ZWEITE, GÄNZLICH UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 6 TAFELN UND 60 FIGUREN IM TEXT.

BERLIN NW. 6
FISCHER'S MEDICIN. BUCHHANDLUNG H. KORNFELD
1895.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Vorwort.

Die vorliegende Umarbeitung meines vor zwei Jahren erschienenen Buches tritt unter demselben Titel vor die Öffentlichkeit, wie die erste Auflage, obgleich der Inhalt hier dem, eine umfassende Gesamtdarstellung des Nervensystems anzeigenden Titel ebensowenig konform ist, als er es bei jener war. Diese Inkongruenz ist in der Entstehungsgeschichte meiner Arbeit begründet. Die Veranlassung dazu, dass ich sie schrieb, war eine Aufforderung, die vor nahezu drei Jahren an mich ergangen war, für die „Fortschritte der Medizin“ die neuen Errungenschaften, die in den letzten Jahren auf dem Gebiete der feineren Anatomie des Nervensystems erzielt wurden, zusammenfassend darzustellen. Es sollte ein Referat werden und sich über das ganze Nervensystem erstrecken. In diesem Sinne hatte ich die ersten Abschnitte meiner Arbeit verfasst. Allein schon bei dem Rückenmarke wuchs der Stoff unter meinen Händen durch die Einschaltung der Ergebnisse eigener Untersuchungen zu solchem Umfange heran, dass ich bald die Unmöglichkeit einer proportionalen Weiterführung meiner Darstellung einsehen musste und sie mit dem Rückenmarke abzuschliessen mich genötigt sah. So ging aus meinen Händen statt der gewünschten vollständigen Übersicht ein Fragment, statt des Referates halb und halb eine Originaldarstellung hervor.

Auch seitdem habe ich die Zeit und Lust nicht gefunden, meine Abhandlung in entsprechender Weise zu ergänzen, umsoweniger, da inzwischen ein gleiches Unternehmen von unserem verehrten Meister v. Kölliker nicht nur in Angriff genommen, sondern teilweise auch schon durchgeführt wurde, und so erscheint mein Buch auch diesmal mit derselben Beschränkung des Gegenstandes,

wie vor zwei Jahren. Bloss zwei neue Kapitel wurden aufgenommen: eines über das „Neuron“ und ein zweites über die Protoplasmastruktur der Nervenzellen.

Innerhalb des unerweitert übernommenen Rahmens aber hat meine Darstellung hier eine so gründliche Umarbeitung erfahren, dass ich sie gegenüber der nur 139 Seiten umfassenden ersten Auflage geradezu als ein neues Werk hinstellen möchte, und da vieles davon, was hinzugekommen ist, das Produkt eigener Untersuchungen darstellt, so wird es wohl niemand anmassend finden, wenn ich den Wunsch ausspreche, diese Umarbeitung noch mehr als die erste Veröffentlichung nicht als eine Zusammenstellung, sondern als eine Originalarbeit, eine Reihe inhaltlich zusammenhängender Originalaufsätze aufgefasst zu sehen. Von den neuen Erfahrungen, zu deren Bekanntmachung ich dieses Buch benütze, finden sich die meisten niedergelegt in den Abschnitten über die Protoplasmastruktur der Nervenzellen, die Stützzellen des Rückenmarkes, die vorderen Wurzeln (Golgi'sche Seitenfibrillen), die hinteren Wurzeln (Reflexkollateralen), die motorischen Zellen (Anordnung derselben), die Kommissurenzellen (zwei Arten), die Rolando'sche Substanz und die Pyramidenbahnen (Kollateralen der Pyramidenvorderstrangbahn).

Möge es dieser Auflage ebenso gelingen, die Aufmerksamkeit der Fachkreise auf sich zu lenken und sich Freunde zu erwerben, wie es der ersten gelungen war.

Würzburg, Ende November 1894.

M. v. Lenhossék.

Inhaltsverzeichnis.



Einleitung.

Die letzten Jahre haben uns eine Reihe wertvollster Aufklärungen über den Bau des Nervensystems gebracht, und auf diesem bis dahin so dunkeln Gebiet der Forschung, diesem Tummelplatz der anatomischen Hypothesen so manche Fragen, die einer Lösung harrten, früher als wir hoffen durften, unserem Verständnis sicher erschlossen. Ja man darf sagen, dass sich hier fast mit einem Schlage eine Umwälzung vollzogen hat, die aufs Neue beweist, wie in der Histologie alles — natürlich richtige und genaue Beobachtung vorausgesetzt — auf die Vervollkommnung der Untersuchungsmethoden ankommt. Denn war es auch die Erforschung des Entwickelungsganges der Nervenelemente, die jenen Umschwung vorbereitet hatte, so trat er doch erst eigentlich ein, als gewisse neue Methoden in die histologische Technik eingeführt und in umfassender Weise verwertet wurden. Nachdem mehrere Decennien lang Gerlach's Karminfärbung (1858) das Terrain fast ausschliesslich beherrscht hatte, der derselbe Forscher im Jahre 1867 (Centralbl. f. d. med. Wissensch. S. 371) die Behandlung mit Goldchloridkalium anschloss (eine Methode, die nicht recht zur Geltung gelangen konnte), wurde ein in vielen Beziehungen wichtiger Fortschritt schon durch Weigert's vortreffliche Hämatoxylinmethode im Jahre 1884 (Fortschritte der Medizin Bd. II und III) erzielt. Wie diese Methode wirkt und was sie zu leisten vermag, darf als bekannt vorausgesetzt werden. Sie färbt die Markscheide der Nervenfasern, selbst wo diese Scheide in dünnster Schicht den Achsencylinder bedeckt, und lässt dadurch das über alle Teile der grauen Substanz verbreitete reiche Gewirr zarter Markfasern in grosser Vollendung zu Tage treten. Sie ermöglicht eine genaue Feststellung des Verlaufs einzelner Faserbündel, der

Anordnung weisser und grauer Substanz, belehrt uns über die Reihenfolge der Markentwickelung in den verschiedenen Bahnen der weissen Substanz und gestattet dadurch auf Grund der von Flechsig[1]) aufgedeckten Thatsache, dass die ihrer systematischen Bedeutung nach verschiedenen Bündel ihre Markumhüllung zu verschiedenen Perioden erhalten, wichtige Einblicke in den Aufbau der weissen Stränge. Auch auf pathologischem Gebiet hat sie sich durch den genauen Nachweis entarteter Nervenfasern als eine Methode ersten Ranges erwiesen, und wir verdanken ihr nach dieser Seite hin schon namhafte Aufschlüsse.

Indes weder das Weigert'sche noch irgend ein anderes der bis dahin zur Untersuchung des centralen Nervensystems empfohlenen und angewendeten Verfahren, mögen sie in topographischer Hinsicht noch so überraschende Bilder geliefert haben, vermochte uns gerade über diejenigen Fragen Klarheit zu verschaffen, deren Beantwortung seit jeher als das Hauptdesiderat eines richtigen Verständnisses vom Baue des Nervensystems galt. Es sind dies folgende wichtige Probleme:

Wie verhalten sich die Nervenzellen im Centralorgan zu einander? Wie entspringen und wie endigen die Nervenfasern im Gehirn und Rückenmark?

Lagen hierüber auch zahlreiche Angaben bald in kategorischer Form, bald in vorsichtigerer Fassung vor, so ist man sich doch darüber stets klar gewesen, dass es sich bei der Unzulänglichkeit der Untersuchungsmethoden bei den meisten im Grunde nur um Hypothesen handelte.

Es ist daher als ein bedeutender Wendepunkt in der Geschichte unseres Wissens auf diesem Felde zu bezeichnen, dass sich fast zur gleichen Zeit zwei Methoden in der histologischen Technik allgemein einbürgerten, die in diesen Grundfragen eine sichere Entscheidung ermöglichen. Es sind dies die bahnbrechenden Methoden, deren Schöpfer C. Golgi in Pavia und P. Ehrlich in Berlin sind. Die erstere dieser beiden Methoden ist freilich älteren Datums; schon im Jahre 1873[2]) hat sie Golgi beschrieben.

---

[1]) P. Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Leipzig 1886.

[2]) C. Golgi, Sulla struttura della sostanza grigia del cervello. Gazetta medica Lombarda, T. VI, 1873. Golgi hat kürzlich seine sämtlichen auf das Nervensystem bezüglichen Publikationen in deutscher Übersetzung unter dem Titel: Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripheri-

Merkwürdigerweise aber sollten fast anderthalb Jahrzehnte vergehen, bis sie dank einer grösseren Publikation Golgi's[1]) die allgemeine Aufmerksamkeit in dem Masse auf sich zu lenken vermochte, wie sie es wirklich verdient. Thatsächlich ist sie erst vom Ende der achtziger Jahre an zum Gemeingut der Histologen geworden. Ehrlich's[2]) Verfahren stammt aus dem Jahre 1886.

Wenngleich grundverschiedene Wege einschlagend, zeigen diese beiden Verfahren doch in ihrer Wirkungsweise die grösste Übereinstimmung, und wenn die Golgi'sche Methode der anderen an der Summe der Erkenntnis, die namentlich hinsichtlich des Centralnervensystems durch sie ermittelt wurde, weitaus überlegen ist, so liegt dies bloss an Gründen technischer Natur[3]). Denn beide verdanken den hohen Grad ihrer Leistungsfähigkeit ausser dem Umstande, dass sie nicht nur etwa die Markscheiden, sondern die wesentlichsten Elemente des Nervensystems, die Zellen mit ihren Ausläufern, die Nervenfortsätze mitsamt ihren feinsten Endverästelungen färben, in erster Linie der gleichen merkwürdigen Eigenschaft: dass sie nicht alle die zahlreichen neben einander befindlichen Zellen und Fasern zur Ansicht bringen, in welchem Falle man mit ihnen wegen der enormen Komplikation der Bilder nicht weiter kommen könnte, als etwa durch die Goldfärbung, sondern dass sie in eigenartigster Weise in der grossen Menge der vorhandenen gleichartigen Elemente eine Auswahl treffend, stets nur einzelne Fasern und Zellen, dann aber bei gelungener Imprägnation in Vollständigkeit, erstere bis in ihre Endbäumchen hinein, letztere mit ihrer ganzen protoplasmatischen Ausbreitung, ihrem Nervenfortsatz, einem vollendeten Isolationspräparate gleich, dem Blicke vorführen.

Die neuen Aufklärungen, die uns diese Methoden brachten, haben natürlich nicht verfehlt, das lebhafteste Interesse in den Kreisen sowohl der Anatomen und Zoologen, wie auch der Ärzte hervorzurufen. Diesem Interesse wurde durch viele, teils ausführlichere, teils mehr summarische, nur die prinzipiellen

---

schen Nervensystems, Jena 1894, herausgegeben. In der Folge soll diese Gesamtausgabe stets als „Sammelwerk" citiert werden. Die betreffende Stelle, an der die Technik beschrieben wird, findet sich darin p. 35 „Über den Bau der grauen Substanz des Grosshirns".

[1]) C. Golgi, Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano 1886.

[2]) P. Ehrlich, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche mediz. Wochenschr. 1886, Nr. 4.

[3]) Die Methylenblaumethode ist noch immer nicht soweit vervollkommnet, dass sie die Anfertigung von Schnitten erlaubte.

Fragen beleuchtende Zusammenstellungen entgegengekommen; sie bilden eine kleine Litteratur für sich. Mögen hiervon vier Publikationen hervorgehoben werden: der an Litteraturangaben auch aus der vorgolgischen Periode reiche Bericht Waldeyer's, der freilich nur bis zu dem Jahre 1891 reicht, Van Gehuchten's ausführliche, in gefälligem Stil geschriebene Gesamtdarstellung, das klare, von vortrefflichen Abbildungen begleitete Resumó Cajal's und vor allem die neueste Auflage von v. Kölliker's Gewebelehre. Letztere freilich darf nur mit der Entschuldigung in diese Rubrik eingereiht werden, dass sie hier mit aufgeführt werden musste, weil sie gleichfalls ein Bild und zwar ein umfassendes, von der neuen Lehre darbietet, aber sie ist natürlich keine Zusammenstellung, sondern durch und durch eine Originaldarstellung des Baues der nervösen Organe, sie beruht in allen ihren Teilen, mögen die Angaben neu sein oder zur Bestätigung der Befunde anderer dienen, auf eigener Prüfung. R. y Cajal's Referat muss uns nicht nur deshalb wertvoll sein, weil es sich in bündiger und klarer Darstellung über das ganze Nervensystem erstreckt, sondern schon aus dem Grunde, weil es uns mit den Anschauungen desjenigen Forschers bekannt macht, der die neue Epoche in der Lehre von dem feineren Aufbau unseres Nervensystems so glänzend inaugnriert hat.

Hier eine Liste der bisher vorliegenden Gesamtdarstelluugen und Überblicke:

S. R. y Cajal, Conexion general de los elementos nerviosos. La médicina practica, 1889. Nr. 88, p. 341. — A. Van Gehuchton, Les decouvertes récentes dans l'anatomie et l'histologie du systèmo nerveux central. Annales de la société belge de microscopie. Tome XV., Bruxelles, Maneeaux, 1891, p. 113. — H. Riese, Über die Technik der Golgi'schen Schwarzfärbung durch Silbersalzo und über die Ergebnisse dorselben. Centralbl. f. patb. Anatomie, 1891, Nr. 12 und 13. — M. v. Lenhossék, Neuere Forschungen über den feineren Bau des Nervensystems, Correspondenzblatt für Schweizer Ärzte, Jahrg. 21, 1891, p. 489. — A. v. Kölliker, Eröffnungsrede auf der 5. Versammlung der Anat. Gesellschaft, 1891. (Anat. Anzeiger, Jahrgang VI., 1891.) — W. Waldeyer, Über einigo neuere Forschungen im Gebiete der Anatomio des Nervensystems. Deutscho mediz. Wochenschrift, 1891, Nr. 44 und ff. — M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Fortschritte d. Medizin, Bd. X, 1892, auch separat erschienen, Berlin 1893. Eino von E. Chrétien besorgte französische Übersetzung (ohne Abbildungen) erschien 1893 in Paris bei A. Lanier, als Separatabdruck aus dem Journal des Connaissances médicales. — S. R. y Cajal, Nuevo concepto de la Histologia de les Centros nerviosos. Barcelona, 1883. — Dasselbe, von Held (nicht ohne einige Missverständnisse) ins Deutsche übertragen, ist erschienen im Archiv f. Anat. und Physiologie, Anat. Abt. Jahrg. 1893, p. 319. Eine französische Bearbeitung hat kürzlich L. Azoulay besorgt unter folgendem Titel: „Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux chez l'homme et chez les vertébrés". Paris, C. Reinwald et Co. 1894. — A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Auflage, Bd. II, Leipzig 1893. — A. Schäfer, The nerve-cell considered as tbe basis of the neurology, Brain 1893, p. 134. — A. Van Gehuchten, Le système nerveux de l'homme. Lierre 1893. — J. Dagonet, Les nouvelles rechorches sur les éléments nerveux. La Médicine scientifique, 1893, p. 11. — W. His, Über den Aufbau unseres Nervensystems. Berliner klinische Wochenschrift, 1893, Nr. 40. — Bergonzini, Le scoperte recenti sulla istologia dei centri nervosi. La Ras-

segna di scienze mediche, Anno 8, 1893, p. 273. — E. Tanzi, I fatti e le induzione nell' odierna istologia del sistema nervoso. Reggio Emilia, 1893. — F. Baker, Recent Discoverios in the Nervous System. New-York Medical Journal, 1893, p. 657. — K. Kupffer, Die Neuren-Lehre in der Anatomie des Nervensystems. Münchener medizinische Wochenschrift, 1894, p. 241. — Vergl. ausserdem die Darstellungen in der Histologie Stöhr's (6. Auflage, 1894, p. 73—80 und 131—160) in der Anatomie Rauber's (A. Rauber, Lehrbuch d. Anatomie d. Menschen, Leipzig, 1893, Bd. II. 2. Abt. Nervenlehre), und in dem zur ersten Einführung in das Studium des Nervensystems vortrefflich geeigneten Leitfaden L. Edinger's: Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. 4. Auflage, 1893.

I. Die Technik der Golgi'schen Methode[1].

Die Golgi'sche Methode kommt in etwas verschiedener Weise zur Anwendung, je nachdem die zu behandelnden Teile dem Nervensystem erwachsener Tiere und Menschen oder dem von Embryonen oder jungen Tieren entnommen sind.

Letzteres ist, wie wir sehen werden, unter allen Umständen empfehlenswerter. Zieht man es indes aus irgend einem Grunde vor, die Untersuchungen am entwickelten Marke anzustellen, so bedient man sich jener Methoden, die von Golgi[2]) als die „langsame“ und die „gemischte“ beschrieben wurden. Golgi selbst hat hauptsächlich diese beiden Verfahren angewendet.

Bei der „langsamen Methode“ kommen die zu imprägnierenden möglichst frischen kleinen Stücke — sie dürfen nicht über 1—1½ cm gross sein — in eine reichliche Menge einer 2 % Lösung von doppeltchromsaurem Kali, worin sie im Sommer wenigstens 15—20 Tage, im Winter wenigstens 1—1½ Monate bleiben; die Flüssigkeit wird während dieser Frist von Zeit zu Zeit erneuert und durch allmählich konzentriertere Lösung — bis 5 % — ersetzt; letzteres scheint aber nicht unbedingt notwendig zu sein. Aus der Bichromlösung überträgt man die Stücke in eine 0,75 %ige

---

1) Wer sich einen vollständigen Überblick über die Technik der Untersuchung des Nervensystems verschaffen will, wendet sich am besten an folgende Quellen: L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. 4. Aufl. 1893, p. 205. — Friedländer-Eberth, Mikroskopische Technik, Berlin 1894, p. 236—266. — Ph. Stöhr, Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen. 6. Auflage, Jena 1894, p. 23 und 161. — A. Mercier, Les coupes du système nerveux central. Paris 1894. 274 Seiten. Dies Buch ist insofern am vollständigsten, als es mit grosser Nachsicht fast ausnahmslos alle die vielen Methoden, mit denen uns in den letzten Jahren der Forschungseifer der Neurologen beschenkt hat, aufzählt.

2) C. Golgi, Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano 1886. S. Sammelwerk, p. 169.

Silberlösung, von der man auch wieder eine ansehnlichere Menge nimmt. Golgi empfiehlt, die Stücke zuvor in einer schwächeren, eventuell schon benützten aber doch noch etwas silberhaltigen Silberlösung abzuwaschen, so lange, bis sie in die frische, reine Lösung gebracht, keinen Niederschlag mehr verursachen. In dieser letzteren lässt man sie nun 24—48 Stunden, doch ertragen sie auch ein sehr langes Verweilen darin ohne Schaden zu nehmen. Man kann die Stücke übrigens bis zur Bearbeitung in Alkohol aufbewahren. Da die Reaktion von der Einwirkung des Lichtes vollkommen unabhängig ist, so ist es nicht notwendig bei dem Verfahren die Schälchen im Dunkeln zu halten.

Will man grössere Stücke der Golgi'schen Methode unterziehen, so benützt man statt der Silberlösung eine 0,50 %ige Sublimatlösung. In dieser müssen die Stücke aber sehr lange verbleiben, kleinere Objekte 8—10 Tage, grössere bis über 2 Monate. Auch ist es hier unbedingt notwendig, namentlich in der ersten Zeit, die Sublimatlösung täglich zu wechseln. Später wird die Erneuerung nur vorgenommen, so oft sich die Lösung gelb färbt. Die Reaktion gelingt bei dieser Methode sogar an einem ganzen Gehirn, nur muss hierbei zuvor eine Injektion des Gehirns mit der Bichromlösung vorgenommen werden, damit sie recht ins Innere des Organes eindringe. Die Bilder, die die Sublimatmethode giebt, stimmen sowohl in ihrem Charakter, wie auch in der Vollständigkeit der Imprägnation mit den Silberbildern vollkommen überein.

Am meisten befürwortet Golgi die zweite, die gemischte Methode. Bei ihr bleiben die Objekte nur 3—4 Tage der Kalibichromikum-Lösung ausgesetzt (dürfen darin indes bis 30 Tage liegen), werden aber dann in ein aus 2 Teilen einer 1 %igen Osmiumsäurelösung und 8 Teilen einer 2% doppeltchromsauren Kalilösung bestehendes Gemisch gebracht, worin sie 3—8 Tage verbleiben (nach L. Sala[1]) nur 24—30 Stunden), um schliesslich wie bei der anderen, mit einer 0,75 %igen Silberlösung behandelt zu werden.

Bei beiden Methoden sind die Stücke gewöhnlich so hart, dass sie sich ohne weitere Behandlung schneiden lassen. Man klebt sie einfach mit gewöhnlichem braunem Leim oder Gummi auf Kork auf oder klemmt sie zwischen Hollundermark ein und spannt sie nach kurzem Verweilen in absolutem Alkohol in die Mikrotomklammer ein. Ist die Konsistenz nicht genügend, so wird in Alkohol

---

[1]) L. Sala, Zur feineren Anatomie des grossen Seepferdefusses. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 52, 1891, p. 23.

beliebig (2—3 Tage) nachgehärtet, ist die Form des Stückes etwas unregelmässig (Kleinhirn, Retina u. s. w.), so bettet man in regelrechter Weise in Celloidin ein. Die Schnitte dürfen nicht zu dünn ausfallen. Nachbehandlung der Schnitte in Alkohol absolutus (Golgi empfiehlt eine recht gründliche Entwässerung der Schnitte), Kreosot (einige Minuten) und Terpentin, nach L. Sala in Alkohol absolutus und Nelkenöl (woran wir noch die Empfehlung eines flüchtigen Eintauchens in Xylol anschliessen möchten), Einschluss in Damarlack. Die Präparate werden ohne Deckglas aufgehoben; es ist eine merkwürdige, in ihrer Ursache bisher nicht ganz sicher klargelegte Thatsache, dass sie bei Anwendung eines solchen schon nach kurzer Zeit verderben[1]).

Während Golgi selbst seine Forschungen hauptsächlich an entwickelten Organen angestellt hatte, wandte sich der verdienstvolle spanische Histologe Ramón y Cajal[2]) an das noch nicht vollkommen ausgebildete Centralorgan, und von diesem Zeitpunkte an datiert der Aufschwung, den die Anwendung der Golgi'schen Methode neuerdings genommen hat. Allerdings hatte schon Golgi früher Embryonen zu seinen Forschungen verwendet, indes nicht in dem Umfange und nicht mit dem Erfolge wie Cajal. — Die Benutzung des Nervensystems von Embryonen und neugeborenen oder auch jungen Tieren gewährt ausserordentliche Vorteile. Einmal den Vorteil geringerer Dimensionen. Was nach vollendetem Wachstum weite Gebiete umfasst und daher in mehrere

---

[1]) P. Samassa (Zur Technik der Golgi'schen Färbung, Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie, Bd. VII., 1890, p. 26) führt das allmähliche Verderben der Präparate unter dem Deckglase auf die beim Eindicken des Balsams entstehenden Diffusionsströme zurück, die die Silberkörnchen herausschwemmen. Zutreffender scheint die Ansicht Schiefferdecker's (W. Behrens, A. Kossel und P. Schiefferdecker, Das Mikroskop und die Methoden der mikroskopischen Untersuchung, Braunschweig 1889, p. 211), wonach bei Anwendung eines Deckglases in Folge des raschen peripherischen Eintrocknens der Einschlussmasse, im Präparate selbst eine geringe Menge von Feuchtigkeit zurückbleibt, die für die Imprägnation mit der Zeit verhängnisvoll wird, während ohne Deckglas bald eine vollkommene Austrocknung der ganzen Fläche des Präparates eintritt. R. Fick hat für diese Ansicht in einer gründlichen, auf verschiedenen Experimenten beruhenden Arbeit (Zur Technik der Golgischen Färbung, Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie und mikrosk. Technik, Bd. VIII, 1891, p. 168) sehr überzeugende Beweise beigebracht. Licht und Wärme befördern das Verderben der Präparate.

[2]) Die ersten hierher gehörigen Publikationen Cajal's sind, soweit mir bekannt, im Jahre 1888 erschienen: Estructura de los centros nerviosos de los aves. El Cerebelo, Revista trimestral de Histologia normal y Patologia, Ano I., 1888, Nr. 1 etc.

Schnitte verteilt, in Fragmente zerlegt werden muss, spielt sich hier in kleinem Raume ab und gelangt oft an ein und demselben Präparate im Zusammenhange übersichtlich zur Ansicht; auch die noch nicht vollkommen zum Abschluss gebrachte Komplikation der Elemente, die schlichtere Verästelungsweise der Fasern und Ausläufer vereinfacht erheblich die Verhältnisse. Alles erscheint in schematischerer, durchsichtigerer Form als später. Der Hauptvorzug besteht aber nach der technischen Seite hin in der grösseren Leichtigkeit der Imprägnation in der Fötalperiode; Misserfolge sind bei dem embryonalen Nervensystem viel seltener. Es liegt dies hauptsächlich, wie Cajal nachgewiesen hat, am Mangel einer Markscheide, die später, indem sie mit der Osmiumsäure sofort eine organische Verbindung eingeht und so um den Achsencylinder herum gleichsam einen undurchdringlichen Wall bildet, den Zutritt der beiden zur Anwendung kommenden Flüssigkeiten zu ihm hindert.

Ramón y Cajal wendet ausschliesslich das rasche Golgische Verfahren (Golgi's processo rapido) an und mit ihm alle neueren Forscher auf dem einschlägigen Gebiet. Es ist, um Missverständnissen vorzubeugen, besonders zu betonen, dass die Methode, so wie sie heute angewendet wird, durchaus von Golgi stammt [1]); es ist also unrichtig, wenn sie von mancher Seite als Cajal'sche Methode bezeichnet wird.

Die Stücke kommen ohne vorhergehende Behandlung mit reiner Kali-bichromlösung sofort in die Golgi'sche oder osmio-bichromische Mischung, bestehend aus

1⁰/₀ Osmium = 1 T.
3,5⁰/₀ Kali-bichr. = 4 T.

Darin bleiben sie nur einige Tage und werden dann in die 0,75⁰/₀ige Silberlösung übertragen.

In der I. Auflage dieses Buches hatte ich mich, im Anschluss an Cajal's und Van Gehuchten's Empfehlung, für den Zusatz einer minimalen Menge von Ameisensäure zur Silberlösung ausgesprochen. Ich habe mich seitdem durch Parallelversuche überzeugt, dass dieser Zusatz überflüssig ist; die Reaktion gelingt mit der einfachen Lösung ebensogut wie mit der angesäuerten.

Zur genaueren Darstellung der Methode glaube ich am vorteilhaftesten an die Beschreibung eines konkreten Falles anzuknüpfen. Nehmen wir z. B. an, man wollte das Rückenmark eines mensch-

---

1) Vergl. Golgi, Sammelwerk, p. 178 (1886).

lichen Fötus, einer neugeborenen Katze oder anderer Säugetierföten untersuchen.

Frische des Materials ist erste Bedingung. Dies auch der Grund, weshalb man am menschlichen Material, das bekanntlich selten in ganz frischem Zustand in die Hände des Anatomen gelangt, so häufig Misserfolge zu verzeichnen hat. Vielleicht hängt auch die Erscheinung, dass man am Rückenmarke menschlicher Föten oft noch sehr gelungene Reaktionen erhält, während sich das Gehirn als refraktär erweist, mit der verschiedenen Widerstandsfähigkeit dieser Teile gegen Fäulnis zusammen. Das Rückenmark wird aus dem Wirbelkanal und dem Duralsack herauspräpariert. Man entnimmt einige kleine Stücke von nicht mehr als 3—4 mm Länge verschiedenen Gebieten desselben, die man sofort in die am besten stets frisch zubereitete osmio-bichromische Lösung einlegt, und zwar in eine grössere Menge der Flüssigkeit, sodass auf je ein Stück wenigstens 10 ccm entfallen. v. Kölliker[1]) nimmt sogar 40—50 ccm per Stück, Cajal etwas weniger als die angegebene Menge. Man bedient sich kleiner Schälchen, in denen 2—3 Stücke mit der entsprechenden Flüssigkeitsmenge Raum finden; letztere werden bedeckt und in einen auf etwa 25° C. (nach Jacques[2]) auf 30 bis 35° C.) geheizten Wärmeschrank gestellt, was in der wärmeren Jahreszeit allerdings überflüssig zu sein scheint. Unter allen Umständen müssen sie im Dunkeln stehen. Die Einwirkungsdauer der Lösung ist verschieden, je nachdem man hauptsächlich 1. die Neuroglia, 2. die Nervenzellen oder 3. die Nervenfasern des Markes zur Darstellung bringen möchte. Cajal zeigte zuerst, dass die Darstellung dieser Elemente in der Reihenfolge, wie sie aufgezählt sind, eine successiv längere Einwirkung der Osmio-Bichromlösung erfordert. Indes ist kein absoluter Verlass darauf, ob sich bestimmt nur die eine oder andere Gattung für sich allein schwärzen wird; vielmehr ist gewöhnlich neben der einen Sorte auch noch die andere vertreten. Am häufigsten noch begegnen wir einer isolierten Imprägnation an den Nervenfasern, die sich überhaupt, wie auch v. Kölliker betont, der Reaktion am zugänglichsten zeigen. Für das menschliche Rückenmark kann ich auf Grund eigener Erfahrungen folgende Zeiträume als günstig empfehlen:

---

[1]) A. v. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Zweiter Beitrag: Das Rückenmark. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. II, 1890, p. 10.

[2]) P. Jacques, Terminaisons nerveuses dans l'organe de la gustation. Paris 1894, p. 18.

1. Neuroglia: 2—3 Tage,
2. Nervenzellen: 3—5 Tage,
3. Nervenfasern, Kollateralen: 5—7 Tage.

Die schon einmal benützte Lösung ist für die Behandlung anderer frischer Stücke unbrauchbar, kann aber für die weiter unten zu besprechende „doppelte Methode“ verwendet werden, sowie auch dazu, die frischen Stücke darin etwas abzuspülen und sie von dem anhaftenden Blute zu befreien.

Nach abgelaufener Frist senkt man die Stücke — nachdem man sie ein wenig auf Fliesspapier abgetrocknet oder auch in destilliertem Wasser oder schwacher, etwa schon benützter Silberlösung rasch abgespült hat — in die 0,75%ige Silberlösung, die nicht notwendig ganz frisch zubereitet zu sein braucht. Cajal giebt sogar älteren Lösungen den Vorzug, ein Rat, dem ich mich auf Grund meiner Erfahrungen anschliessen muss. Die Lösung darf aber nicht zu alt sein. Am besten bewährt haben sich mir die einige Wochen vor dem Gebrauch angefertigten und in Dunkelflaschen aufbewahrten Lösungen. Diese Angaben nehmen sich sehr unwissenschaftlich, ja sogar etwas naiv aus, beruhen aber auf Empirie. Vielleicht lässt sich diesen Thatsachen die Annahme zu Grunde legen, dass eine ganze geringe Menge freier Säure für das Gelingen der Reaktion vorteilhaft sei. In unseren anatomisch-histologischen Laboratorien, in denen es in puncto chemischer Reinlichkeit und Akkuratesse nicht so streng zugeht, wie in den chemischen Instituten, werden wohl immer Spuren organischer Substanz ihren Weg in die Silberlösung finden, worin sie dann nach und nach unter dem Einfluss der chemisch wirksamen Strahlen des Sonnenlichtes eine geringe Reduktion hervorrufen und dadurch etwas Salpetersäure frei werden lassen.

Auch von der Silberlösung kommt eine grössere Quantität, etwa gleich der der benützten Golgi'schen Mischung zur Anwendung. Sofort bildet sich um das hineingelegte Objekt herum ein rötlich-brauner, amorpher, aus bichromsaurem Silber bestehender Niederschlag, der es anfangs in eine dichte Wolke einhüllt, sich aber bald gleichmässig verteilt. Auch im Inneren stellt sich diese Verbindung ein, und zwar im Anschluss an die vorhandenen Elemente: darauf beruht eben die Wirkungsweise der Methode; indes dringt die Reaktion in das Innere sehr allmählich vor. Die Schälchen brauchen nicht im Dunkeln gehalten zu werden; man darf sie ja nicht in den Wärmeschrank stellen. Nach

zwei Tagen sind die Stücke zur Verarbeitung geeignet; indes kann sie, wenn man nicht gerade Zeit hat, ohne Schaden erst nach 4 bis 6 Tagen vorgenommen werden. Längeres Liegenlassen in der Silberlösung verdirbt die Imprägnation in der Regel, zumal in Fällen, wo aus unbekannten Gründen der Niederschlag einen krystallinischen Charakter angenommen hat. Es fällt dabei nämlich das ganze Silber aus, und die Flüssigkeit wirkt nunmehr wie reines Wasser, d. h. sie löst das in den Geweben befindliche Salz völlig — unter körnigem Zerfalle — auf. Man erkennt die Auflösung des Niederschlages daran, dass die Flüssigkeit eine schwach gelbliche Farbe annimmt. Man beeile sich in solchem Falle entweder die Verarbeitung des Objektes vorzunehmen oder die Silberlösung zu erneuern.

Die Bearbeitung ist nun ziemlich einfach. In der Regel sind die Stücke durch die Einwirkung der Osmiumsäure oder Chromsäure so hart geworden, dass man sie ohne weitere Behandlung schneiden kann. Ist dies nicht der Fall, so verleiht man ihnen durch eine viertel- bis halbstündige Einwirkung von absolutem oder 94⁰/oigem Alkohol die gewünschte schnittfähige Konsistenz. Überhaupt darf man die Stücke beliebig lange in Alkohol liegen lassen, nur muss er recht konzentriert sein; schwächerer Alkohol löst durch seinen Wassergehalt oft schon nach kurzer Einwirkungsdauer das Chromsilber auf. Auch muss er von Chloriden, von der so häufigen Verunreinigung des Alkohols frei sein, da diese auf den Niederschlag zerstörend wirken, indem sie dessen Silber an sich reissen.

Nun folgt die Einbettung. Wie soll diese ausgeführt werden? Die regelrechte Paraffineinbettung ist von vornherein ausgeschlossen, da das damit verbundene Erwärmen des Präparates einen Zerfall der Silberfiguren herbeiführt. Die regelrechte Celloidineinbettung erscheint indes etwas zu umständlich angesichts der Thatsache, dass es bei der Golgi'schen Methode, da sie keine konstanten Resultate giebt, darauf ankommt, möglichst viel Material zu verarbeiten, durch möglichst raschen Umsatz die Aussicht auf Erfolg zu steigern. Wo käme man hin, wenn man die zahlreichen Stücke, die man in der Hoffnung, am einen oder anderen davon etwas Neues zu sehen, in den vielen Schälchen der Golgi'schen Mischung und dem Silberbade unterworfen hat, alle mit der in der Histologie sonst gebräuchlichen Sorgfalt einbetten wollte. Dies ist auch nicht notwendig, da es sich hier um zehnmal so dicke Schnitte handelt als sonst.

R. y Cajal benützt, wie es scheint, eine rasche Paraffineinbettungsmethode. Er spricht sich hierüber, soviel ich weiss, nur in seiner Netzhautarbeit[1]) etwas ausführlicher aus. Er bedient sich eines Paraffinblockes, dessen Endfläche er mit Hilfe eines Skalpells zum Schmelzen bringt und befestigt an der Stelle rasch das aus dem Alkohol herausgenommene Objekt. Einfache Stücke schneidet er in Hollundermark.

v. Kölliker (a. a. O. p. 10) bettet in Celloidin ein und giebt hierüber folgendes an: Die Stücke kommen auf eine Stunde in absoluten Alkohol und eine Stunde in Celloidin, worauf sie sofort geschnitten werden.

Etwas ausführlicher äussert sich hierüber Van Gehuchten[2]). Man härtet die aus der Silberlösung herausgenommenen Stücke 15—20 Minuten lang in 96 %igem, dann ungefähr eine Viertelstunde in absolutem Alkohol und überträgt sie sodann ebenfalls für eine Viertelstunde in eine dünne Celloidinlösung. Die mit Celloidin auf Kork fixierten Objekte werden für einige Zeit in 70 %igen Alkohol gelegt und dann geschnitten.

Der von mir eingeschlagene Modus operandi ist nun folgender:

1. Kleine cylindrische, kompakte Stückchen, wie Rückenmark von Säugetierföten und vom Menschen, Lumbricus u. s. w. können ohne jede weitere Einbettung einfach in Hollundermark geschnitten werden. Man schneidet sich zu diesem Zwecke an zwei Hollundermarkstückchen parallel mit der Achse plane Seitenflächen zurecht, an denen man der Grösse und Form des zu schneidenden Objektes entsprechend Grübchen anbringt; zwischen diese wird das Objekt eingeklemmt.

2. Grössere, solide Stücke, wie Hemisphären kleiner Säuger, Medulla oblongata menschlicher Embryonen etc. werden mit Celloidin auf Kork oder noch besser auf Hollundermark geklebt, an dem sie nach kurzer Einwirkung von 80 %igem Alkohol festhalten, worauf sie ohne jede Einbettung verarbeitet werden können. Diese Methode bewährt sich auch sehr, wenn man die Schädelbasis oder auch den ganzen Kopf von neugeborenen Mäusen und Ratten in Horizontalschnitte zerlegen will, doch ist es hier angezeigt, das Objekt vor dem Aufkleben einige Zeit — etwa eine Viertelstunde — im Celloidin liegen zu lassen, damit dieses in alle Spalten und

---

[1]) S. R. y Cajal, La rétine des vertébrés. La Cellule, Tome IX., 1893, p. 129.

[2]) A. Van Gehuchten, La structure des centres nerveux. La moëlle épinière et le cervelet. La Cellule. Tome VII, 1891, p. 84.

Hohlräume des Stückes eindringe. Dem Zerfallen des einzelnen Schnittes beugt man dadurch vor, dass man auf die Schnittfläche vor dem Schneiden jeweilen eine dünne Schicht Celloidin aufträgt und sie erstarren lässt, was durch Auftröpfeln von 80 % Alkohol beschleunigt werden kann.

3. Handelt es sich um zartere, unregelmässig gestaltete Objekte, wie Kleinhirn, Retina u. s. w., so genügt folgende Methode allen Anforderungen. Man bringt das Stück aus dem absoluten Alkohol in eine mitteldicke Celloidinlösung (Celloidin in Alkoh. abs. und Aether sulf. $\overline{aa}$ gelöst), wo es etwa 5 Minuten bleibt. Nun nimmt man ein möglichst breites Stück Hollundermark und schneidet sich an dessen plangeschnittener Seitenfläche eine Grube oder Rinne zurecht, so gross, dass das Objekt darin bequem Platz findet. Das Objekt wird mitsamt der anhaftenden Celloidinschicht in diese Vertiefung gesenkt und noch mit etwas Celloidin übergossen. Zur Erhärtung des Celloidinmantels taucht man das so zubereitete Stück auf etwa 5 Minuten in 80 %igen Alkohol, passt sodann ein zweites, plangeschnittenes oder nur schwach ausgehöhltes Stückchen Hollundermark darauf und fertigt nun mit dem Mikrotom unter Benetzung mit 80 %igem Alkohol die Schnitte an.

Jeder Schnitt wird sofort mit dem nebenstehenden Mikroskop auf den Erfolg der Imprägnation geprüft, und falls sie gelungen, gleich in ein Schälchen mit absolutem Alkohol gebracht. Dünne Schnitte sind auch hier ausgeschlossen; ihre Dicke wechselt je nach der Beschaffenheit des Objektes und namentlich der Intensität der Imprägnation zwischen 0,05 und 0,1 mm; 0,07 bildet die Durchschnittsdicke. Im allgemeinen kann man sagen, dass man an Schnitten, die zu dick ausgefallen sind, immer noch mehr sieht, als an zu dünnen.

Die Schnitte werden in absolutem Alkohol entwässert, in Bergamott- oder Nelkenöl aufgehellt, wo sie nicht über einige Minuten verbleiben dürfen. Unmittelbar vor der Aufbewahrung taucht man sie für einige Sekunden in Xylol ein, oder übergiesst sie bei sehr zarten Objekten wie z. B. der Netzhaut, auf dem Objektträger damit, um sie von dem anhaftenden Öl, dessen Gegenwart auf die Präparate in der Folge nachteilig wirkt, zu befreien. Zum Einschliessen dient nach Cajal's Angabe Damarlack, in Xylol gelöst (fertig zu beziehen bei Dr. Grübler in Leipzig). Derselbe Forscher rät an, den Lack so rasch wie möglich eintrocknen zu lassen; Van Gehuchten setzt daher die Präparate zum Trocknen in den Wärmekasten bei einer Temperatur von 40°.

Gewöhnlich genügt der erste Tropfen nicht, indem die sehr dicken Schnitte durch das Eintrocknen des Damarlackes sehr bald wieder unbedeckt liegen. Dem ist natürlich durch einen neuen Tropfen leicht abzuhelfen.

Eine grosse Schwierigkeit verursachen bei dem Aufhellen und Aufheben solche Schnitte, die leicht zerfallen und bloss durch die Celloidinschichte zusammengehalten sind. Hier bedient man sich zum Entwässern nicht absoluten Alkohols, da dieser die Celloidinschichte bald auflösen würde, sondern 94—96%igen; zur Aufhellung dient Oleum Bergamottae.

Ein Deckgläschen ist auch bei der raschen Methode durchaus verpönt, was allerdings den Nachteil involviert, dass die Präparate einerseits nachträglich leicht durch zufällige Berührung oder noch häufiger durch das äusserst ärgerliche Anpressen der Frontlinse des Objektives Schaden nehmen, andererseits durch Staubkörnchen ihre Tadellosigkeit einbüssen. Man darf also während des Studiums die Präparate gar nie aus dem Auge verlieren und muss sie bei der Aufbewahrung so viel wie möglich vor Staub schützen. Zum Glücke lassen sich die schadhaften Präparate, sofern nur die Schnitte noch ganz sind, mit Hilfe von Xylol und Damarlack immer wieder reparieren. Man kann sich übrigens auch, wenn man die Mühe nicht scheut, bei dem Montieren der Präparate solcher Methoden bedienen, durch die diese Übelstände wegfallen und gleichzeitig auch die Anwendung von Immersionen möglich wird, wozu übrigens bei der grossen Klarheit der Bilder die Veranlassung wohl äusserst selten vorliegen dürfte. Golgi wendet hölzerne (vermutlich aus Cigarrenschachteln verfertigte) Objektträger mit einem viereckigen Fensterchen an und bringt die Präparate auf ein Deckgläschen, das er, mit den Schnitten nach unten, über der Öffnung befestigt. Eine andere, vielleicht etwas einfachere Methode giebt R. Fick (a. a. O.) an: man lässt das Präparat auf ein Deckglas auftrocknen und klebt nun letzteres, mit der von dem Präparate bedeckten Fläche nach unten, mit Kittröpfchen auf einem Objektträger fest. Natürlich muss das Präparat frei über dem Objektträger hängen.

Sind die Golgi'schen Präparate haltbar? Von verschiedenen Seiten sind Klagen über ihre Vergänglichkeit laut geworden. Indessen kann ich versichern, dass viele von meinen nach der dargelegten Methode schon vor etwa vier Jahren angefertigten Präparaten noch heute von demselben Aussehen sind, wie im frischen Zustande. Es kommt in dieser Beziehung viel darauf an, ob sie

vom Nelkenöl durch das Xylolbad vollkommen befreit sind. Auch muss man die Schnitte vor Licht und Wärme soviel wie möglich schützen. Vor allem darf man sie nie den direkten Sonnenstrahlen aussetzen.

Die rasche Golgi'sche Methode eignet sich, was die Centralorgane und die Spinalganglien betrifft, vorzugsweise zur Untersuchung fötalen oder im allgemeinen noch nicht ganz ausgebildeten Materials. Das liegt daran, dass sobald einmal die Markscheiden angelegt sind, die Osmiumsäure der Golgi'schen Mischung sich mit ihnen verbindet und das Eindringen der Silberlösung bis an den Achsencylinder verhindert. Von den Zellen, ihren Dendriten und vor allem den Stützzellen erhält man damit allerdings auch an entwickelten Geschöpfen sehr schöne Bilder, desgleichen färben sich oft alle marklosen Fasern, und wir haben somit ein Mittel in der Hand, um festzustellen, bei welchen Zellen der Nervenfortsatz marklos bleibt, welche Fasergeflechte der Golgibilder marklos sind. Bezüglich der markhaltigen Axone lässt sich an solchen Präparaten nur eine Frage eruieren: diejenige nämlich, in welcher Entfernung von der Zelle die Markscheide an dem Fortsatz auftritt, denn nur bis zu jenem Punkte erscheint der Fortsatz imprägniert, dort endigt er wie abgeschnitten. Für die Darstellung der peripherischen Nervenendigungen, die in der Regel marklos sind, ist die rasche Methode namentlich in der sogleich zu beschreibenden Modifikation, auch bei erwachsenen Tieren wie keine zweite geeignet, wozu zu bemerken ist, dass sich hier oft ein etwas stärkerer Osmiumgehalt des Golgi-Gemisches wirkungsvoll erweist. Ebenso sind die Ganglien und Geflechte des Sympathikus der raschen Methode auch nach vollendeter Entwickelung zugänglich.

Eine sehr wesentliche Vervollkommnung der Golgi'schen Technik ist im Jahre 1891 von R. y Cajal ausgegangen[1]. Cajal zeigte, dass es in vielen Fällen sehr günstig ist, das schon einmal nach der raschen Golgi'schen Methode behandelte Stück zum zweiten Mal derselben Prozedur zu unterwerfen, d. h. es dem Golgi'schen Gemische und der Silberlösung auszusetzen. Mit diesem Verfahren, das seitdem als Cajal'sche oder doppelte Methode („Imprégnation double“), eine grosse Verbreitung gefunden, gelingt es manchmal selbst bei Objekten, an denen die erste Behandlung schon vollkommen versagt hat, die schwarzen Bilder noch

[1]) S. R. y Cajal, Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule, t. VIII, 1891, p. 8 — Ders.: Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. Barcelona 1891, p. 5.

hervorzuzaubern. Aber auch bei dem relativen Erfolg der ersten Behandlung wird man sich oft dieses Verfahrens bedienen, indem die Imprägnation dadurch in der Regel an Reichhaltigkeit, an Vollständigkeit gewinnt, und namentlich auch viele Elemente, die mit der einfachen Methode gar nicht darstellbar sind, zur Ansicht gelangen. Es ist gar nicht zu sagen, welchen Fortschritt in der Golgi'schen Methode das doppelte Verfahren bedeutet. Verfasser hat sich von seinen Vorteilen so sehr überzeugt, dass er sich in den letzten Jahren angewöhnt hat, fast alle Objekte, die er nach Golgi verarbeitet, von vornherein zweimal zu behandeln. Oft führt noch eine dritte Imprägnation zu dem gewünschten Erfolge. Ist schon für das Centralnervensystem die doppelte Imprägnation in vielen Fällen empfehlenswert, so erweist sie sich zum Studium des peripheren Nervensystems als geradezu unentbehrlich. Viele Dinge, die man sonst absolut nicht imprägnieren kann, die Elemente der Spinalwurzeln, der sympathischen Ganglien und Geflechte, die reich verzweigten peripherischen Endäste der motorischen und sensiblen Fasern u. s. w. treten dadurch in überraschender Fülle zu Tage. Ja man kann für das peripherische Nervensystem die doppelte Imprägnation geradezu als Normalmethode hinstellen.

Für den Erfolg der zweiten Imprägnation ist es durchaus nicht nachteilig, wenn man eventuell das Stück bei dem Schneiden schon mit Alkohol in Berührung gebracht hat. Ich bediene mich zur zweiten Behandlung, ebenso wie Cajal, der schon einmal benützten Osmio-Bichromlösung, sofern sie nicht zu sehr verunreinigt ist und noch etwas Osmiumsäure enthält. Steht keine schon benützte aber noch brauchbare Lösung zur Verfügung, so stellt man sich eine neue her, wobei man etwas weniger Osmiumsäure hinzusetzen mag. Cajal nimmt auf 20 Teile doppeltchromsauren Kalis 2—3 Teile Osmium. Ich lasse bei der zweiten Behandlung die Stücke durchgehends zwei Tage im Golgi-Gemisch. In der Silberlösung lässt man sie nach meiner Erfahrung zweckmässig mehrere Tage liegen, denn es scheint, dass die zweite Reaktion sich etwas langsamer einstellt als die erste.

Hat man sich ganz genau an die aufgeführten Finessen gehalten, so wird man — namentlich bei gewissen Objekten — fast mit Sicherheit auf Erfolg rechnen dürfen. Allerdings macht auch hier die Übung sehr viel aus; anfangs sind Misserfolge häufig, die im höchsten Grade entmutigend wirken, später gewinnt man doch mehr und mehr eine gewisse Sicherheit in der Beherrschung der Methode. Diese Sicherheit ist freilich keine absolute und be-

zieht sich nur auf gewisse Objekte, ganz kann man der Methode nie Herr werden. Die konstantesten Ergebnisse bietet wohl das Rückenmark kleiner Sänger (Kaninchen-, Meerschweinchenföten u. s. w.), sowie das Ammonshorn, und ich möchte es Anfängern in der Golgischen Methode dringend anraten, sich zuerst an diese Objekte zu machen; etwas erscheint an den Präparaten stets imprägniert, sei es nur Neuroglia oder nur Nervenfasern. Vom peripherischen Nervensystem erhält man nach meinen Erfahrungen die beständigsten Resultate an den Papillae foliatae des Kaninchens.

Die Bilder, die man bei gelungener Imprägnation erhält, übertreffen an Klarheit und Präcision alles, was bisher auf dem Gebiet der Histologie des Nervensystems erreicht wurde. Sie haben einen ganz anderen Habitus, als andere histologische Bilder. Man hat auch vielfach betont, dass die Golgi'sche Imprägnation eigentlich keine histologische Methode ist; einerlei, wenn sie nur gute Resultate giebt, neue Erkenntnisse erschliesst! Mit der Schärfe schematischer Federzeichnungen treten uns die wichtigsten Organisationsverhältnisse entgegen. Bei tadelloser Färbung stellen sich die Nervenfasern gewöhnlich ziemlich glatt und von gleichmässigem Kaliber dar. Der am häufigsten begangene Fehler besteht darin, dass man die osmiobichromische Lösung zu kurze Zeit auf das Objekt einwirken lässt, oder zu grosse Stücke oder zu wenig Flüssigkeit nimmt, in welchem Falle die Schnitte, zumal in ihren centralen Teilen, einen braunrötlichen, körnigen Farbenton aufweisen, undurchsichtig und mit zahlreichen Niederschlägen durchsetzt sind und die Zellen als unregelmässige Klumpen, die Fasern von körniger, pelziger Beschaffenheit erscheinen lassen. Die allzu ausgedehnte Einwirkung der Lösung verleiht hingegen dem Präparat eine eigenartig satte, gleichmässig gelbe Nuance, im Innern lässt der Schnitt keine Spur von Niederschlägen erkennen, dafür aber auch keine geschwärzten Nervenelemente oder nur spärliche Fragmente solcher, namentlich von Nervenfasern.

Die Wirkungsweise der Golgi'schen Reaktion ist noch in mancher Hinsicht in Dunkel gehüllt. Soviel wissen wir, dass sie chemisch in der Umwandlung eines Teiles des die Stücke durchtränkenden doppeltchromsauren Kalis in doppeltchromsaures Silber besteht[1]. Während auf der Oberfläche des Stückes ein echter, geformter Niederschlag zu stande kommt, handelt es sich im Innern

[1]) Der chemische Vorgang ist dabei folgender: $K_2Cr_2O_7 + 2\ AgNO_3 = Ag_2Cr_2O_7 + 2\ KNO_3$.

um zweierlei: einerseits um die Bildung eines Niederschlages in feinen Gewebslücken, also um eine Imprägnation, anderseits aber auch, und das ist das Wesentliche, um eine sich allmählich einstellende, das Protoplasma der Nerven und Neurogliazellen sowie die Substanz der Nervenfasern diffus, unter dem Bilde einer gleichmässigen Tinktion durchtränkende Verbindung, eine richtige Färbung[1]). Wahrscheinlich geht das Salz eine chemische Verbindung ein mit irgend einer Substanz, die im Protoplasma der Nervenelemente besonders reichlich enthalten ist; sonst würde sich die Vorliebe, mit der die Nerven- und Gliaelemente der Imprägnation zugänglich sind, nicht erklären lassen. Eine einfache mechanische Erklärung in dem Sinne, dass es sich ausschliesslich um den Niederschlag feiner Krystallchen des Salzes in den Molekularinterstitien handle, wird der Thatsache dieser Prädilektion nicht gerecht. Die Wirkungsweise der Chromsilbermethode ist öfters falsch dargestellt worden, indem man behauptete, es handle sich stets nur um eine oberflächliche Inkrustation der Zellen und Fasern, indem sich in den sie umgebenden minimalen Lymphspalten ein Niederschlag bilde. Diese Auffassung fand namentlich in einer Arbeit von Rossbach und Sehrwald[2]) ihren entschiedensten Ausdruck und hat dann zur Folge gehabt, dass der Methode und ihren Ergebnissen mehrere Jahre hindurch ein grosses Misstrauen entgegengebracht wurde. Ich kann es nicht einsehen, inwiefern die Thatsache dieser feinen Inkrustation geeignet wäre, die Beweiskraft der Golgibilder irgendwie zu beeinträchtigen. Die einzige theoretisch denkbare Gefahr, die dieser Umstand mit sich bringen könnte, würde etwa darin bestehen, dass an Stellen, wo zwei selbständige Gebilde unter freier Berührung zusammentreffen, durch Übergang der Silberkruste des einen in die des anderen das Trugbild einer direkten Kontinuität vorgetäuscht werden könnte. Nun liegt aber

[1]) St. Apáthy (Erfahrungen in der Behandlung des Nervensystems für histologische Zwecke. Zeitschrift f. wissenschaftliche Mikroskopie, Bd. IX, 1892, p. 15) definiert den Unterschied zwischen einer Imprägnation und einer Färbung folgendermassen: Imprägnation ist eine Differenzierung einzelner Gewebsbestandteile durch einen in loco entstandenen feinkörnigen Niederschlag, Tinktion ein molekulares Haften der Farbstofflösung an gewissen Bestandteilen. Die imprägnierten Stellen sind undurchsichtig, tingierte Teile durchsichtig. Bei Goldchlorid geht nach Apáthy Tinktion mit Imprägnation Hand in Hand und ich glaube, dass dies auch bei der Golgi'schen Methode der Fall ist.

[2]) M. J. Rossbach und E. Sehrwald, Über die Lymphwege des Gehirns. Centralblatt f. d. med. Wissensch., 1888, p. 467. — Sehrwald: Der Einfluss der Härtung auf die Grösse der Gehirnzellen und auf die Gestalt der Golgi'schen Bilder. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie. Bd. VI, 1889, p. 461.

die Sache so, dass das wesentliche unserer neuen Aufklärungen gerade darin liegt, dass wir da, wo man früher direkte Zusammenhänge annahm, nur Kontakte sehen. Erfreulicherweise ist jetzt der Skepticismus, mit dem man von mancher Seite die neuen auf Golgibildern beruhenden Ergebnisse aufnahm, und der sich, wie Verfasser bekennen muss, bei der Demonstration einschlägiger Präparate gelegentlich in einer für den Demonstrierenden recht unerquicklichen Weise fühlbar machte, einer fast allgemeinen Anerkennung gewichen. Es ist dies hauptsächlich dem Umstande zu verdanken, dass sich Männer wie v. Kölliker, Retzius und His mit den neuen Errungenschaften für solidarisch erklärt und sich, wenigstens die beiden ersteren, der Golgi'schen Methode in umfassender Weise bei ihren Untersuchungen bedient haben.

Es soll nicht geleugnet werden, dass ein feiner pericellulärer und perifibrillärer Niederschlag bei der Golgi'schen Methode thatsächlich eine Rolle spielt. Ein solcher Niederschlag kommt namentlich auf der Oberfläche der Zellen zu stande, was man an ihrem stets etwas unregelmässigen Kontour erkennt, weniger ist ein solcher bei den Fasern im Spiele, die bei gelungener Imprägnation fast ganz glatt erscheinen und nicht breiter sind, als wir sie von anderen Färbungen her kennen. Fast undenkbar ist die Gegenwart einer solchen Chromsilberumscheidung bei den allerzartesten Fasergeflechten an Golgi-Präparaten, deren Elemente sich oft unmessbar fein darstellen, ja fast an der Grenze des Sichtbaren stehen. Aber dass auch an den Zellen die Kruste in der Regel nur äusserst schmal ist, ergiebt sich aus der Thatsache ihrer Durchsichtigkeit, was man daran erkennt, dass sich der der Imprägnation weniger zugängliche Kern innerhalb des tiefschwarz imprägnierten Zellprotoplasmas oft durch die Kruste hindurch als heller brauner Fleck markiert.

Aber die oberflächliche Zellinkrustation bildet auf keinen Fall das einzige bei der Methode. Die Hauptrolle spielt dabei vielmehr, wie schon gesagt, die innere Durchtränkung des Zellprotoplasmas durch die Chromsilberverbindung. Denn handelte es sich bloss um eine Krustenbildung, so müsste man, wie schon Belmondo im Jahre 1889 betont hat[1]), statt der als solide Klumpen imprägnierten Zellen nur schwarze Ringe sehen, was selbst bei noch so feinen Schnitten nie der Fall ist. Entscheidend in diesem Sinne

---

[1]) Belmondo, Sulla teoria della colorazione nera di Golgi per lo studio degli organi nervosi centrali. Reggio-Emilia 1889. Citiert nach Edinger's Jahresbericht in Schmidt's Jahrbüchern.

ist auch das schon erwähnte Hellerbleiben des Kerns. Was am meisten unerklärlich erscheint, das ist die Frage, weshalb von den vorhandenen Elementen stets nur eine Anzahl zur Ansicht gebracht, gewissermassen nur „Exempel von jeder Zellsorte“ vorgeführt werden. So günstig diese Eigenart für den Erfolg der Untersuchung ist, so rätselhaft ist sie. Freilich gilt diese Schwierigkeit in gleichem Masse für die Methylenblaufärbung, die mit der Golgi'schen diese merkwürdig elektive Eigenschaft teilt. Da die der Oberfläche näher gelegenen Zellen keine Bevorzugung in dieser Hinsicht vor tieferen zeigen, überhaupt zwischen der Verteilung der imprägnierten Zellen und der Art und Weise, wie die Lösung in das Innere der Stücke eingedrungen sein mochte, kein irgendwie nachweisbarer Zusammenhang besteht, so ist die Frage in dieser Richtung, einfach mechanisch, nicht lösbar. Man findet z. B. manchmal in einem sympathischen Ganglion mittendrin, ganz isoliert, eine einzige Zelle geschwärzt. Wir können einstweilen nur so viel sagen, dass in dem vom doppeltchromsauren Kali durchtränkten Gewebe stets nur einzelne regellos zerstreute Zellen und Fasern die Neigung zeigen, ihr Kali in Silber einzutauschen. Aber warum? Sollte es sich etwa um Verschiedenheiten des funktionellen oder nutritiven Zustandes im Augenblicke des Todes handeln? Man würde auf dieser Grundlage geradezu zur Hypothese einer funktionellen Periodizität der Zellen und Fasern geführt. — Das eine scheint mir sehr wahrscheinlich, dass die Beschränkung der Reaktion auf einzelne Zellen und Fasern schon in der Art und Weise begründet ist, wie sich die Elemente mit dem doppeltchromsauren Kali verbinden. Es ist bekannt, dass nach der Härtung des Centralnervensystems in Chromsäure oder ihren Salzen die Zellen oft eine merkwürdige Verschiedenheit im Grade ihrer Färbung zeigen, einige nehmen eine dunkle Färbung an (chromophile Zellen), andere bleiben heller (chromophobe Zellen). Da diese noch zu besprechenden Erscheinungen, die namentlich von Flesch und seinen Schülerinnen verfolgt worden sind, bei anderen Härtungsmethoden nicht in dem Masse zum Ausdrucke kommen, liegt es sehr nahe, sie teilweise[1]) vielleicht darauf zurückzuführen, dass die Nervenzellen sich der Chromsäure gegenüber nicht alle gleich verhalten. Dieselbe Erklärung könnte man auch für die Golgi'sche Reaktion heranziehen. Worin aber diese Verschiedenheit des Verhaltens der Zelle beruht, ob sie

[1]) In der Hauptsache ist sie wohl in einem anderen Moment, nämlich in der verschiedenen Grösse und Anordnung der chromofilen Plasmateilchen begründet, wie das an einer späteren Stelle ausführlich dargelegt werden soll.

zusammenhängt mit trophischen oder funktionellen Zuständen, ist eine Frage für sich.

Die Golgi'sche Reaktion ist vorwiegend eine Nervenfärbung, indem die Elemente des Nervensystems eine besondere Affinität dem Chromsilber gegenüber an den Tag legen, allein ausschliesslich ist sie es ebensowenig wie die Methylenblaumethode, denn gelegentlich gelangen damit auch noch andere Gebilde zur Anschauung, vor allem Blutgefässkapillaren, die im Marke, das sie als dichtes Netz durchspinnen, durch ihre intensive Schwärzung oft störend wirken, dann Knorpel-, Muskel-, Bindegewebszellen und -Fasern (Oppel), glatte Muskelzellen (Cajal), die Epithelzellen der Lumbricidenepidermis (Lenhossék), des Darms, der Haut von Petromyzon (Retzius), der Harnkanälchen (v. Kölliker), der Hodenkanälchen (Retzius), Samenfäden (Sclavunos), die feinsten Endzweigchen der Tracheen bei Insekten (Cajal), ja auch Sekrete, wie: Schleim, Galle, Succus pancreaticus (Böhm, Cajal, Retzius) u. s. w. Auch bezüglich anderweitiger Elemente zeichnet sie sich durch dieselben Vorzüge, die ihr beim Nervensystem zukommen, aus: Schärfe des Bildes, isolierte Darstellung des einzelnen Elementes. So hat sie auch auf anderen Gebieten sehr wichtige Ergebnisse vermittelt. Am überraschendsten und zierlichsten sind die Bilder, die man mit der Golgi'schen Methode an Drüsen, z. B. an den Schleimdrüsen der Zunge (Fusari, Retzius, Lenhossék) erhält; mit unübertroffener Klarheit treten hier durch Fällung mit Chromsilber die baumförmigen Ausgüsse der Drüsenkanälchen hervor. Auf demselben Prinzip, nämlich auf der Bildung eines Niederschlages in inneren Hohlräumen des Gewebes beruhen die schönen Anschauungen, die die Golgi'sche Methode an getrockneten Knochen und Zahnschliffen von den Knochenlakunen (Tirelli) und den Dentinkanälchen (Röse) ergiebt. Namentlich ist es die doppelte und dreifache Methode, bei der sich aussernervöse Bestandteile leicht imprägnieren.

Immerhin ist aber die besondere Substanz, die das Chromsilber fesselt, ohne Frage in grösster Quantität im Protoplasma der Nervenzellen, Stützzellen und in den Nervenfasern vorhanden, und es gehören Fälle nicht zu den Seltenheiten, wo man an Schnitten durch imprägnierte Embryonen nichts als Nervenelemente gefärbt antrifft. Indes auch die Nervenzellen verschiedener Kategorien verhalten sich in der Beziehung nicht alle gleichartig, manche lassen sich nur mit grosser Schwierigkeit ganz gelungen zur Darstellung bringen. So erhält man relativ selten tadellose Färbungen

der grossen motorischen Vorderhornzellen, sowie der Zellen der Clarke'schen Säulen und der Rolando'schen Substanz, während die übrigen Zellen des Markes der Reaktion leichter zugänglich sind. Auch die Zellen in der oberflächlichsten Schichte der Grosshirnrinde, sowie die kleinen Elemente, die Golgi innerhalb der Glomeruli olfactorii nachgewiesen hat, u. s. w., zeichnen sich nach Cajal's und van Gehuchten's Angaben durch ihre Resistenz gegen die Reaktion aus.

Eine hässliche Verunreinigung vieler Golgi'schen Präparate sind die unförmlichen Niederschläge, die man in den Geweben neben und zwischen den gelungen imprägnierten Elementen findet. Manchmal stellen sie sich in malitiösester Weise gerade an der Stelle ein, wo eine wichtige Frage zur Entscheidung gelangen sollte, an dem Punkte z. B., wo man die zu ergründende Endigungsweise einer bis dahin verfolgten Faser erwartet, u. s. w. In der Regel aber sind sie mehr von harmloser Natur, indem sie nur von rein ästhetischem Standpunkte aus die Reinheit des Bildes beeinträchtigen, für die Untersuchung aber nicht so nachteilig sind. Man gewöhnt sich bald soweit an diese Niederschläge, dass man sie bei dem Studium der Präparate kaum mehr beachtet. Übrigens sind Präparate, namentlich aus dem peripherischen Nervensystem, nicht selten, die von Niederschlägen ganz frei sind.

Ich will hier noch eine in praktischer Hinsicht nicht unwesentliche Erfahrung einschalten: die rasche Golgi'sche Methode gelingt auch an Objekten, die schon einige Zeit in Formol gelegen haben. Ich habe mich hiervon überzeugt an einigen Cephalopodenaugen, die mir von Triest in einer 10%igen Formollösung zugeschickt worden sind. Es ist dies wichtig für diejenigen, die marines Material in aller Bequemlichkeit zu Hause nach Golgi verarbeiten wollen. Soviel ich weiss, war Hoyer jun. der erste, der auf diese Thatsache aufmerksam gemacht hat.

Hierzu sind noch folgende Bemerkungen betreffs weiterer Spezialfälle nachzutragen:

Rückenmark von Hühnerembryonen. An keinem Objekt treten uns die wichtigsten Organisationsverhältnisse des Rückenmarkes mit gleicher schematischer Klarheit entgegen, wie an diesem, und auch über die Histiogenese der nervösen Elemente und der Neuroglia gewinnen wir hier die übersichtlichsten Anschauungen. Die Imprägnation gelingt schon am 3. bis 4. Tage der Bebrütung (Lenhossék, Cajal, Retzius), indes liefern etwas spätere Stadien konstantere und klarere Ergebnisse. Die gelungensten Bilder erhält man vom 6.—10. Tage. Das ist auch die Zeit, in der man mit der grössten Wahrscheinlichkeit erwarten darf, einzelne von jenen hochinteressanten Vorder-

hornzellen imprägniert zu erhalten, die ihren Fortsatz in die hintere Wurzel senden. Die Imprägnation des Fortsatzes gelingt aber selten weiter als bis zur Stelle des Wurzeleintrittes, höchstens kommt noch das hakenförmig in das Spinalganglion einbiegende Stückchen zur Ansicht. Sehr häufig schwärzen sich auch die Zellen der Spinalganglien, die nach Cajal's Entdeckung beim Hühnchen (ebenso wie nach His beim menschlichen Embryo) in der Embryonalperiode alle bipolar sind. Embryonen bis etwa zum 5. Tage werden in toto behandelt, bei älteren trennt man durch einen Längsschnitt die Wirbelsäule mitsamt den umgebenden Weichteilen vom übrigen Körper ab und zerlegt sie noch in 2—3 Stücke. Die Einwirkungsdauer der Osmiobichromlösung sei hier kurz; sie schwankt zwischen 12—48 Stunden. Ramón y Cajal empfiehlt für Neuroglia 12—20 Stunden, für Nervenzellen 20—24, für Nervenfasern 24—36 Stunden. Bei Anwendung der doppelten und dreifachen Methode (am besten bei 10—15tägigen Hühnchen) erscheinen nicht nur im Rückenmarke die schwarzen Bilder, sondern es imprägnieren sich auch immer die Elemente der vorderen und hinteren Wurzeln, letztere mit ihren Spinalganglien, worin man sehr häufig imprägnierte Nervenzellen in allen Stadien des Unipolarisationsvorganges finden wird. Man kann weiterhin die Art der Vereinigung der beiden Wurzeln zum gemischten Spinalnervenstamme und den Anteil, den die beiden Wurzeln an der Bildung der einzelnen Äste nehmen, leicht erforschen.

Vielleicht noch klarere Bilder gewährt hinsichtlich der Thatsachen der Histiogenese das Rückenmark von Selachierembryonen (Scyllium, Pristiurus), indem alle Elemente voluminöser sind, freilich wird aber dieses begehrliche Material nur wenigen im frischen Zustande zur Verfügung stehen.

Rückenmark der neugeborenen Ratte und Maus. Da bei diesen Nagern die Wirbelsäule zur Zeit der Geburt noch so gut wie knorpelig ist, braucht das Rückenmark ebenso wenig wie beim Hühnchen herauspräpariert zu werden, sondern kann nach Ablösung durch einen Längsschnitt vom Körper und oberflächlichem Wegpräparieren der Weichteile mitsamt allem geschnitten werden. Dies hat den Vorteil, dass man dabei häufig, namentlich bei der doppelten Methode, auch die Spinalganglien und die extramedullaren Teile der Nervenwurzeln imprägniert erhält. An den Zellen der ersteren gelangt die Ranvier'sche Teilung trefflich zum Ausdruck und man kann oft mit grosser Deutlichkeit den (schwächeren) centralen Teilungsast bis in das Mark hinein, den (stärkeren) peripherischen in die Bahn der gemischten Rückenmarksnerven verfolgen. Zur Darstellung der Spinalganglien lässt man die Golgi-sche Mischung nur 24 Stunden lang einwirken, während zur Färbung der Elemente des Markes eine längere Einwirkungsdauer (2—6 Tage) erforderlich ist. Es kann bei diesen Tieren auch das Gehirn in der noch uneröffneten Schädelkapsel behandelt und geschnitten werden.

Kleinhirn. Man bedient sich am vorteilhaftesten des Kleinhirns von Embryonen und neugeborenen Tieren; da aber in der Kleinhirnrinde die meisten Fasern auch im entwickelten Zustande teils marklos sind, teils nur dünne Myelinscheiden besitzen, liefern oft auch mehrere Wochen alte oder gar ganz ausgewachsene Tiere auch bei der raschen Methode gelungene Bilder; sicherer geht man aber, wenn man die langsame Golgi'sche Methode anwendet, die hier überhaupt, wie das schon Golgi's bahnbrechende ältere Darstellungen zeigen, vortreffliche Ergebnisse liefert. Die vollkommensten Präparate erhielt ich am Kleinhirn von neugeborenen Meerschweinchen und Katzen. Die auf

die Achse der Windungen senkrechten Schnitte bieten mehr dar, als solche, die parallel damit angelegt sind, namentlich tritt die herrliche baumförmige Verästelung der Purkinje'schen Zellen aus bekannten Gründen nur an ersteren zu Tage, doch sind natürlich auch letztere für das Studium gewisser Verhältnisse (namentlich der Parallelfasern der Molekularschicht) unentbehrlich. Einwirkungsdauer der Golgi'schen Lösung: 3—4—5 Tage. Beim menschlichen Embryo ist es mir bis jetzt an der Kleinhirnrinde ebenso wenig wie an der Grosshirnrinde gelungen, zufriedenstellende Resultate mit der Golgi'schen Methode zu erzielen, während oft das Rückenmark derselben Exemplare hübsche Bilder ergab. Es scheint also, dass bei dem Cortex cerebri und cerebelli der Erfolg der Imprägnation noch in höherem Masse als beim Rückenmark an absolute Frische des Materials geknüpft ist. Am leichtesten imprägnieren sich nach v. Kölliker[1]) die Purkinje'schen Zellen und die Gliazellen, sowie auch die Fasern der Molekularschicht. Alles übrige gelangt schwieriger zur Ansicht. Sehr schöne Bilder der Kleinhirnrinde erhält man nach P. Cajal's[2]) und Schaper's[3]) Mitteilungen von Knochenfischen (z. B. Barsch, Lachs); obgleich das Kleinhirn bei diesen Tieren ganz windungslos ist, zeigt seine Rinde in dem inneren Bau dieselbe Komplikation der Struktur wie etwa bei den Säugern. Auch bei Reptilien bestehen nach P. Ramón's Zeugnis[4]) die gleichen Verhältnisse.

Grosshirnrinde. Zum Studium der Grosshirnrinde empfehlen sich am meisten die kleinsten Säuger, neugeborene oder junge Mäuse und Ratten, und zwar aus dem Grunde, weil deren Grosshirn in toto geschnitten werden kann und so topographisch übersichtliche Bilder liefert, an denen auch die Beziehungen der Rinde zu dem Balken und den inneren Ganglien zur Ansicht gelangen. Die im nachfolgenden mitzuteilenden Anweisungen sind einer vor einigen Jahren erschienenen ausführlichen und verdienstvollen Arbeit Ramón y Cajal's[5]) entnommen. Nach diesem Forscher ist die für die Imprägnation der Nervenzellen der Grosshirnrinde günstigste Periode nicht bei allen kleinen Säugern die gleiche. Für die Maus schwankt sie zwischen dem 8. und dem 25.—30. Tag, für das Kaninchen, dessen Grosshirnrinde bei der Geburt entwickelter ist, als diejenige der Maus, zwischen dem 1. und dem 15. Tag nach der Geburt.

Zur Härtung bleiben die Stücke 2—3, oder wenn es sich um das Gehirn etwas grösserer Spezies (Kaninchen, Meerschweinchen, Katze) handelt, 5 Tage in der osmiobichromischen Lösung. Bei erwachsenen Tieren sogar 8 bis 15 Tage. Übrigens hat sich die Einwirkungsdauer dieser Lösung auch darnach zu richten, welche Elemente der Rinde man hauptsächlich zur Darstellung bringen möchte. So erfordert die Färbung der in der Molekularlage befind-

[1]) A. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Erster Beitrag: Das Kleinhirn. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49, 1890, p. 668.

[2]) P. Ramón, Estructura del cerebelo de los peces. Gac. San. de Barcelona 1890.

[3]) A. Schaper, Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleostier. Anat. Anz. Jahrg. VIII, 1893, p. 705.

[4]) P. Ramón, El encéfalo de los reptiles. Barcelona 1891, p. 25.

[5]) S. Ramón y Cajal, Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule. Tome VII, 1891, p. 125.

lichen Elemente beim achttägigen Kaninchen, wo sie sich am leichtesten darstellen lassen, eine ungefähr fünftägige Einwirkung, während die aus der weissen Substanz in die Rinde eindringenden und in ihr frei endigenden Collateralen (von Cajal entdeckt) 6—7 Tage erheischen. Oft unterbleibt die Reaktion, weil man die Hirnstücke zu lange dem Golgi'schen Gemisch ausgesetzt hatte. In solchen Fällen kann man die misslungenen Stücke nach der doppelten Methode behandeln, d. h. sie wieder für 24—36 Stunden in das Golgi'sche Gemisch und für ebensoviel in die Silberlösung einlegen. Oft erhält man dadurch treffliche Resultate und namentlich schwärzen sich damit gelegentlich Zellen, die der gewöhnlichen Methode trotzen.

Die für die Untersuchung der äussersten Rindenschichten so störenden Niederschläge auf der Oberfläche der Stücke vermeidet Cajal einfach dadurch, dass er auf letztere im frischen Zustande eine Schicht geronnenen Blutes aufträgt, die da festklebt und das Eindringen der Niederschläge verhindert, eine Methode, die Cajal auch beim Studium der Netzhaut befürwortet. Die Beseitigung desselben Übelstandes bezwecken die etwas umständlicheren Verfahren Martinotti's[1]) und Sehrwald's[2]). Martinotti bereitet aus Filtrirpapier und destilliertem Wasser einen Brei, den er auf die schon chromdurchtränkten Stücke vor der Einwirkung der Silberlösung aufträgt. Sehrwald erhielt mit dieser Methode keine brauchbaren Resultate und empfiehlt statt ihrer folgendes Verfahren: Man bettet die Objekte nach der Behandlung mit dem Golgi'schen Gemisch in 10% wässerige (warme) Lösung von Gelatine ein, die in der Kälte zu einer elastischen, leicht schneidbaren Masse erstarrt. Hierauf kommt das Stück in die Silberlösung. Der Gelatinemantel wird vor dem Schneiden in warmem Wasser, dem Chromsilber im Überschuss zugesetzt ist, beseitigt. Letztere Vorsicht ist wichtig, da reines Wasser das Dichromsilber vollkommen auflöst und dadurch die Färbung vernichtet. Ich habe die Sehrwald'sche Methode einigemal versucht; die bösen Niederschläge blieben wirklich aus, aber es hatte sich auch keine Spur einer Imprägnation im Innern der Stücke eingestellt: offenbar konnten die Flüssigkeiten die Barrikade des erstarrten Gelatinemantels nicht durchdringen. — Am praktischesten scheint eine andere Methode Cajal's zu sein, die sogleich bei der Netzhaut beschrieben werden soll.

Von allen Teilen des Gehirns bekommt man am leichtesten gelungene Bilder mit der Golgi'schen Methode am Ammonshorn. Die Bilder, die dieser Hirnteil liefert, sind ausserordentlich zierlich wegen seines Reichtums an verschiedenen Nervenzellenformen und deren schichtenartiger Gruppierung. Die bahnbrechenden Untersuchungen stammen hier bekanntlich von Golgi[3]). — L. Sala[4]), ein Schüler Golgi's, der über diesen Gegenstand eine verdienstvolle Arbeit veröffentlichte, empfiehlt als günstigstes Untersuchungs-

---

[1]) C. Martinotti, Beitrag z. Studium der Hirnrinde und dem Centralursprung der Nerven. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. VII, 1890, p. 69.

[2]) E. Sehrwald, Die Verminderung der peripheren Niederschläge bei Golgi's Chromsilberfärbung. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. VI, 1889, p. 456.

[3]) C. Golgi, Sulla fina anatomia degli Organi centrali del sistema nervoso. Milano 1886, S. Sammelwerk p. 125.

[4]) L. Sala, Zur feineren Anatomie des grossen Seepferdefusses. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 52, 1891, p. 18.

objekt das Kaninchen, da hier der Seepferdefuss sehr stark entwickelt ist und eine grössere Einfachheit aller Schichten aufweist; Sala bediente sich der langsamen und gemischten Methode. Schaffer[1]) hat seine Untersuchungen mit der raschen Methode an jungen Kaninchen und neugeborenen Schweinen angestellt. R. y Cajal, der uns hierüber unlängst mit einer ausführlichen Arbeit[2]) beschenkt hat, erhielt die besten Resultate bei dem neugeborenen Meerschweinchen, dem 8—15tägigen Kaninchen und der 15—20tägigen Maus. Man kann auch später hübsche Bilder hervorrufen, aber von den Nervenfasern imprägnieren sich dann nur die, die zeitlebens marklos bleiben.

Nach diesen Beispielen ist es wohl überflüssig, auf die Behandlung der übrigen Teile des Centralnervensystems, wie Mittelhirn, Oblongata, Lobus olfactorius, Ammonshorn u. s. w. näher einzugehen; sie erfolgt bei allen in derselben Weise. Zur Untersuchung des Riechlappens stellen nach van Gehuchten[3]) neugeborene und einige Tage alte Hunde und Katzen die besten Objekte dar. Hier sind, wegen des longitudinalen Verlaufs der Olfactoriusfasern, Längsschnitte am Platze.

Netzhaut. Die Golgi'sche Methode liefert an der Retina bei gelungener Imprägnation Bilder von unübertroffener Schönheit, wie das schon die ersten hierhergehörigen Abbildungen, die von Tartuferi aus dem Jahre 1887[4]) ergaben, jedoch ist dies das Objekt, das — nebst dem Sympathicus — der Reaktion die grössten Schwierigkeiten entgegenstellt. Vor der Methylenblaufärbung, die zur Darstellung der Netzhautelemente ebenfalls ausgezeichnet geeignet ist und allerdings konstante Ergebnisse liefert, hat sie den Vorzug, dass sie die Anfertigung tadelloser Querschnitte und Flächenschnitte gestattet, was bei jener bis jetzt nicht ermöglicht ist. Nach meinen eigenen Erfahrungen möchte ich von Säugern das Auge des albinotischen Kaninchens als Objekt erster Versuche empfehlen. Am leichtesten imprägnieren sich die Müller-schen Stützzellen, die man fast bei jedem Versuch in Form dichter, die Retina durchquerender Parallelstreifen imprägniert erhält, dann die sog. bipolaren Zellen und die „Spongioblasten" H. Müller's.

R. y Cajal giebt in seiner umfassenden, eine Menge neuer Thatsachen bringenden Netzhautarbeit[5]) folgende technische Anweisungen:

Je zarter eine Netzhaut ist, desto ungünstiger ist sie für die Golgi'sche Methode. Man wird sich daher am zweckmässigsten der Netzhaut von grossen Tieren bedienen. Das Auge wird in der Frontalebene halbiert, der Glaskörper entfernt und die Netzhaut mit Hülfe von Schere und Pinzette von der Chorioidea und dem Sehnerven zart abgelöst. Nun wendet Cajal gleich ein Verfahren an, das den Zweck hat, die Bildung von oberflächlichen Niederschlägen, die die Untersuchung der Randschichten schlechthin unmöglich machen wür-

---

1) K. Schaffer, Beitrag zur Histologie der Ammonshornformation. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892, p. 611.

2) S. R. y Cajal, Estructura del asta de Ammon y Fascia dentata. Madrid 1893.

3) A. van Gehuchten et P. Martin, Le bulbe olfactif de quelques mammifères. La Cellule, T. VII, 1891, p. 1.

4) F. Tartuferi, Sulla anatomia della retina. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. IV, 1887, p. 421.

5) S. R. y Cajal, La rétine des vertébrés. La Cellule, T. IX, 1893, p. 126.

den, zu verhindern Er rollt die Netzhaut schonend zu einem kleinen cylindrischen oder sphärischen Klümpchen zusammen (procédé d'enroulement) und taucht dieses auf eine Sekunde in eine dünne Celloidinlösung ein, damit das Stück durch eine feine Celloidinrinde an der Wiederausbreitung in den Lösungen gehindert werde. Man lässt das Stück einige Sekunden an der Luft, bis der Celloidinüberzug halbwegs erstarrt ist und senkt es nun in das Golgi'sche Gemisch. Das Zusammenrollen hat auch den Vorteil, dass man in der Regel an einem Stück sowohl senkrechte wie auch schiefe Durchschnitte und auch Flächenbilder der Netzhaut erhält. Bei den Netzhäuten sehr grosser Tiere (Pferd, Ochs u. s. w.) würde natürlich die ganze Netzhaut einen viel zu grossen Klumpen geben; man benützt daher nur ein Stück davon.

Hervorragende Dienste leistet hier die doppelte Methode, und zwar folgendermassen ausgeführt:

1. Einlegen der Netzhaut auf 24—48 Stunden in das Golgi'sche Gemisch.
2. 24stündige Imprägnation in 1% $AgNO_3$-Lösung.
3. Neues Eintauchen für 24—36 Stunden in eine schwächere Osmiobichromlösung (1% Osmium = 1; 2,5% Kalibichromicum = 10).
4. Abermalige Behandlung während 24 Stunden mit Silberlösung.

Kallius[1]) lässt die Netzhaut je nach den Elementen, die er zu imprägnieren beabsichtigt, 12 Stunden bis 3 Tage im Golgigemisch. Zuerst imprägnieren sich nur Stäbchen und Zapfen und einzelne Bipolare, nach weiteren 12 Stunden andere Bipolare und die sog. Spongioblasten, dann später die Optikusganglienzellen, die Nervenfasern, zuletzt die Stützzellen in grosser Zahl. Die doppelte Methode hat sich oft bewährt. Statt des Kaliumsalzes der Chromsäure hat Kallius auch das Natrium- und Ammoniumsalz angewendet, und zwar mit besserem Erfolg[2]). Zur Vermeidung der Niederschläge überzog Kallius die Netzhäute auf der Glaskörperseite mit einer möglichst dünnen Schicht von Gelatine.

Nicht weniger, als für Gehirn und Rückenmark eignet sich die Golgi'sche Methode zur Darstellung des peripherischen Nervensystems. Allerdings wird hier durch die Inkonstanz der Ergebnisse die Geduld des Forschers oft auf eine harte Probe gestellt. Gelungene Imprägnationen entschädigen aber dann reichlich durch die Prägnanz der Bilder, durch die neuen Thatsachen, die sie darbieten, für die Misserfolge. Wenn es noch in der 1. Auflage dieses Buches möglich war, die wichtigsten hierhergehörigen Untersuchungen hervorzuheben, so ist in der kurzen Zeit, die seitdem verflossen ist, die Golgi'sche Methode in so grossem Umfange und mit so ausserordentlichem Erfolge für die Erforschung des peripherischen Nervensystems verwertet worden, dass es jetzt nicht mehr möglich ist, innerhalb der engen Grenzen, den wir uns stellten, alle bedeutsamen Arbeiten hier anzuführen. Fast über alle Organe hat sich der Eifer der Forscher erstreckt und fast überall, wo man die Methode herangezogen hat, sind interessante Ergebnisse zu Tage gefördert worden. Die hervorragendsten Verdienste hat sich auf diesem Gebiet Retzius erworben, der im III.—V. Band seiner Biologischen Untersuchungen eine grosse Anzahl neuer hierhergehöriger

---

1) E. Kallius, Untersuchungen über die Netzhaut der Säugetiere. Merkel-Bonnet's Anat. Hefte, 1894, p. 529.

2) Verf. hat auch bei anderen Objekten, schon früher, das Natriumsalz statt des Kalisalzes versucht, aber nicht mit sonderlichem Resultat.

Thatsachen niedergelegt hat. — Hier steht freilich der Golgi'schen Methode das Methylenblauverfahren ebenbürtig zur Seite; es genügt in dieser Beziehung auf die zahlreichen Arbeiten Dogiel's hinzuweisen, die uns auch eine Fülle neuer Kenntnisse erschlossen haben. Die Methylenblaumethode hat vor der Golgi'schen den Vorzug, dass sie bei einiger Übung vollkommen konstante Ergebnisse liefert, auch kann man mit ihr die Endigungsweise der Nerven in Terminalapparaten viel besser erforschen als mit jener. Ihr Nachteil ist, wie schon oben erwähnt, die Unmöglichkeit der Anfertigung von Schnitten. Das Facit ist, dass, wenn man die Nervenendigungen in einem Organe gründlich erforschen will, man sich am zweckmässigsten beider Methoden nebeneinander bedienen wird. — Hier ist auch nachzutragen, dass neuerdings Berkley[1]) die sonst sehr schwer darstellbaren Nervenendigungen in der Leber gelungener zur Ansicht bringen konnte, wenn er die Stücke vor der Behandlung mit dem Golgigemisch auf 15—30 Minuten in eine mit destilliertem Wasser zur Hälfte verdünnte konzentrierte Pikrinsäurelösung legte.

Bezüglich des Sympathicus, über den Untersuchungen von v. Kölliker[2]), Cajal[3]), v. Gehuchten[4]), L. Sala[5]), Retzius[6]) und dem Verfasser[7]) vorliegen, möchte ich auf Grund eigener Erfahrungen folgendes angeben: Hat man es auf die Ganglien des Grenzstranges und deren Beziehungen zu dem spinalen Nervensystem abgesehen, so bieten sich als vorzüglichste Objekte 10—15tägige Hühnerembryonen dar, von denen man am besten den Halsteil benützt, da dieses Stück ohne weiteres mitsamt allen umgebenden Weichteilen behandelt werden kann. Man wendet von vornherein die doppelte Methode oder noch besser die dreifache an. Fast mit Sicherheit kann man darauf rechnen, in den Grenzstrangganglien imprägnierte Zellen anzutreffen und darunter auch einige, wo man den Nervenfortsatz aus dem Ganglion hinaus eine Strecke verfolgen kann. Bei dem Rumpfe müssen zuerst die Eingeweide und die vordere und seitliche Körperwand entfernt werden. — Gute Resultate liefert auch nach dieser Richtung hin die neugeborene Maus; man legt kleine Stücke der Wirbelsäule, an denen man noch vorn etwas von den Weichteilen belässt, in die Flüssigkeit. Äusserst instruktive Bilder erhält man von den sympathischen

---

1) H. J. Berkley, Studies in the Histology of the Liver. Anat. Anz., Jahrg. VIII, 1893, p. 769.

2) A. v. Kölliker, Histologische Mitteilungen. Würzburger Sitzungsberichte, 23. Nov. 1889, p. 166. — Derselbe: Der feinere Bau und die Funktionen des sympathischen Nervensystems. Daselbst, Jahrg. 1894, 9. Juni.

3) S. R. y Cajal, Pequeñas contribuciones etc. Estructura y conexiones de los ganglios simpáticos. Barcelona 1891. — Derselbe: Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamíferos. Barcelona 1891.

4) A. van Gehuchten, Les cellules nerveuses du sympathique chez quelques Mammifères et chez l'Homme. La Cellule, Tome VIII, 1892, p. 83.

5) L. Sala, Sulla fina anatomia dei gangli del simpatico. Monitore Zoologico Italiano, Anno II, 1892.

6) G. Retzius, Ueber den Typus der sympathischen Ganglienzellen der höheren Tiere. Biolog. Untersuchungen, N. F., III, Stockholm 1892, p. 57.

7) M. v. Lenhossék, Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1894, p. 161: Über das Ganglion sphenopalatinum und den Bau der sympathischen Ganglien.

Kopfganglien nebst vielem anderen an Horizontalschnitten der Schädelbasis neugeborener Mäuse [1]). Man entfernt das Schädeldach und durch einen Horizontalschnitt die Wölbung des Gehirns, zweckmässig auch den Unterkiefer mit der Zunge. Das Stück wird nach der dreifachen Methode behandelt und dann, bei der Verarbeitung, mit Celloidin mit der Basis nach unten auf Hollundermark horizontal aufgeklebt. Die Schnitte gelingen in der Regel ohne jede Schwierigkeit trotz der schon im Gange befindlichen Verknöcherung; das Mikrotommesser muss freilich nach einiger Zeit wieder gründlich geschliffen werden. An den Schnitten sieht man bei gelungener Imprägnation allerlei, Cerebrospinalganglien mit T-Zellen, sympathische Ganglien, Riechzellen, sensible und motorische Nervenendigungen, Endigungen im Corti'schen Organ und den Cristae und Maculae acusticae, Nervengeflechte in den Drüsen, mit Chromsilber gefüllte baumförmige Drüsenlumina, Netzhautbilder, ja auch vom Gehirn noch manches. Nirgends anders kann man vielerlei prinzipiell wichtige Dinge in so engem Raume nebeneinander sehen, wie hier. —

Da die meisten sympathischen Fasern marklos sind, kann man der raschen Methode mit sehr gutem Erfolge auch herauspräparierte Ganglien von entwickelten Tieren unterziehen, z. B. das Ganglion cervicale primum des Hundes, der Katze u. s. w.

Um viscerale sympathische Geflechte imprägniert zu erhalten, scheinen die Darmplexus den besten Angriffspunkt abzugeben. Merkwürdig ist, dass sich dazu nicht alle Tiere gleichmässig eignen, sondern dass hier nach Cajal's Erfahrungen das neugeborene Meerschweinchen eine besondere Bevorzugung verdient. Namentlich sollen bei diesem Tiere die Nervenzellen des sympathischen Geflechts am leichtesten zur Imprägnation gelangen; hat man es nur auf die Verästelungen und die Plexus der Nervenfasern abgesehen, so erhält man bei der Ratte und der Maus ebensogute Bilder. Doppelte Methode! In die zweite Osmiobichromlösung legt Cajal, gleichzeitig mit den Stücken, ein kleines Bichromkali-Krystallchen, damit die Lösung allmählich an dem Salze reicher werde. Die Objekte müssen im zweiten Silberbade 3—6 Tage lang liegen. Man entnimmt die Stücke am zweckmässigsten dem Duodenum. Tangentialschnitte sind am lehrreichsten.

Wirbellose Tiere. Der erste, der die Golgi'sche Methode zur Erforschung des Nervensystems wirbelloser Tiere angewendet hatte, war Nansen [2]), indes schien dieser Forscher damit keine besonderen Erfolge erzielt zu haben. Meine eigenen ersten Versuche, die an Lumbricus gemacht wurden [3]), und bald auch (a. a. O.) von Retzius und neuerdings von Smirnow [4]) wiederholt worden sind, zeigen, dass die Golgi'sche Methode sich bei richtiger Anwendung auch bei Wirbellosen trefflich bewährt, indem sie nicht nur die Nervenelemente des Bauchmarkes und des Gehirns, sondern

1) S. ausführlicher M. v. Lenhossék, Beitr. z. Histologie etc., p. 14.

2) Fritjof Nansen, The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central nervous System. Bergens Museums Aarsberetning. Bergen 1887, p. 77.

3) M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 30, 1892, p. 102.

4) A. Smirnow, Über freie Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anz. Jahrg. IX, 1894, p. 570.

auch die Bestandteile des peripherischen Nervensystems: die in die Epidermis eingeschalteten sensiblen Nervenzellen, die von ihnen entspringenden peripherischen sensiblen Fasern, die geflechtartigen Endigungen der motorischen Nerven in den Muskeln, sowie auch das reiche, zellenhaltige sympathische Geflecht, das sich in der Darmwand, um die stärkeren Blutgefässe herum, in den Drüsen etc. ausbreitet, in grosser Vollendung zur Darstellung bringt. Freilich ist auch hier angesichts der nicht eben seltenen Fiascos vielfach das alte Wort: „Geduld bringt Rosen" zu beherzigen. In betreff des Regenwurms vermag ich folgende Winke anzugeben: Man narkotisiert die Tiere in Wasser, dem einige Tropfen Chloroform zugesetzt sind, bis sie vollkommen schlaff werden, was gewöhnlich nach einigen Minuten erfolgt. Nun hält man das Tier vor das Licht, um den Zustand des Darms bei durchfallendem Licht zu untersuchen; selten ist der ganze Darm gefüllt, gewöhnlich weist er leere Strecken auf, ja unter mehreren Würmern wird man stets einige finden, deren Darm der ganzen Länge nach leer ist. Man entnimmt den entsprechenden Exemplaren oder der entsprechenden Stelle kleine Querstücke von 3–4 mm Länge und bringt sie auf 3—6 Tage in die Golgi'sche Mischung, dann für weitere 2 Tage in die Silberlösung. Die Stücke können dann ohne besondere Einbettung nach rascher Härtung in abs. Alkohol oder auch ohne solche zwischen Hollundermark geschnitten werden. Ist der Erfolg bei der ersten Imprägnation ausgeblieben, so bedient man sich der doppelten Methode, der man sich auch hier bald mehr und mehr als dem Normalverfahren zuwenden wird. Die übersichtlichsten Bilder gewinnt man an frontalen Längsschnitten, die sich mit Hülfe der oben dargelegten raschen Celloidineinbettung leicht effektuieren lassen.

Smirnow hat kürzlich mit einer etwas anderen Anwendung der Golgi'schen Methode in der Epidermis des Regenwurmes gewisse Details nachweisen können, die mir und Retzius entgangen waren. Vielleicht bewährt sich diese Modifikation auch bei anderen Tieren und Geweben. Smirnow setzt die Osmiobichromlösung aus gleichen Teilen einer 5% Lösung von doppeltchromsaurem Kali und einer 1% Osmiumlösung zusammen und lässt die Stücke 5—28 Tage lang darin, worauf er sie dann 1—2 Tage mit der gewöhnlichen 0,75%igen Silberlösung behandelt.

Ich habe in der letzten Zeit die Golgi'sche Methode an den verschiedensten wirbellosen Tieren versucht, aber fast immer mit negativem Erfolge. Vielleicht hätte Smirnow's Modifikation zum Ziele geführt. Namentlich scheinen — nach den Erfahrungen, die ich anlässlich eines Aufenthaltes an der zoologischen Station in Triest machte — die marinen Invertebraten der Methode in ihrer gewöhnlichen Anwendung vollkommen zu widerstehen, was ich auf den Salzgehalt der Gewebe zurückzuführen geneigt bin. Sehr schöne Bilder erhält man konstant an den Augen, namentlich der Netzhaut von gewissen Mollusken, wie Pecten und Cephalopoden.[1]) Ein günstiges Objekt für die Chromsilbermethode scheinen die augentragenden Fühler von Helix zu sein; Retzius[2])

[1]) M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII, 1894, p. 636.

[2]) G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Mollusken. Biol. Untersuchungen. N. F. IV. Stockholm 1892, p. 11.

und Samassa[1]) haben darin mit Erfolg sowohl Hautsinneszellen wie auch tiefere Ganglienzellen imprägniert. Kürzlich hat O. vom Rath[2]) über äusserst wichtige Erfahrungen berichtet, die er mit der Ehrlich'schen und Golgi'schen Methode über die Hautsinnesorgano an Crustaceen, Insekten und Myriapoden gewonnen hat. Bei Astacus erhielt er die besten Golgibilder an den durchsichtigen Palpen des Hilfskiefers und den Sinneshaaren des Telson; die Teile wurden nicht geschnitten, sondern in toto untorsucht und eingeschlossen: die imprägnierten Zellen und Fasern sind durch die Chitinhüllo hindurch sichtbar. Noch hesser bewährte sich diese Methode bei Niphargus, einer Gammarusart, von der Antennen, Beine und Mundwerkzeuge benützt wurden. Von Insekten gelang das Verfahren namentlich bei Vespa, Gryllus, Locusta und zwar wieder an den Antennen und Palpen; von den Myriapoden erwies sich Lithobius als günstig.

Der Umstand, dass die Golgi'schen Präparate kein Deckgläschen vertragen und daher allerlei mechanischen Schädlichkeiten ausgesetzt sind, veranlasste von mehreren Seiten das Bestreben, eine Modifikation des Verfahrens ausfindig zu machen, bei der ein Deckgläschen ohne Gefahr für das Präparat angewendet werden könne. Auch galt es, durch diese Fixierung des Imprägnationsbildes eine Nachfärbung des Präparates in Karmin, Hämatoxylin oder irgend einem anderen Farbstoff zu ermöglichen. In der That dürfte sich bei Spezialuntersuchungen nicht selten der Wunsch fühlbar machen, über die Topographie eines Schnittes, über die Grenzen der einzelnen Gewebe gegeneinander u. s. w. genauere Aufschlüsse zu erhalten, als sie die durch das Bichromosmiumgemisch hervorgerufene gleichmässig gelbe Färbung zu gewähren im stande ist.

Die Methoden, die von verschiedenen Seiten zu diesem Zweck in Vorschlag gebracht worden sind, stimmen darin überein, dass sie es alle auf eine Überführung der so empfindlichen Bichrom-Silberverbindung in eine widerstandsfähigere, vor allem in Wasser unlösliche Silberverbindung oder in deren Reduktion zu reinem Silber abgesehen haben. Die erste hierhergehörige Modifikation, die von Tal[3]), scheint keinen Anklang gefunden zu haben, eben-

---

[1]) P. Samassa, Über die Nerveu des augentragenden Fühlers von Helix pomatia. Zool. Jahrb. Bd. VII, 1894, p. 593.

[2]) O. vom Rath, Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode Berichte d. Naturf.-Ges. zu Freiburg i. B. Bd. IX, 1894, p. 137.

[3]) Tal, Modificazione al metodo del Golgi nella preparazione delle cellule gangliari del sistema nervoso centrale. Gazetta degli Ospidali, 1886, No. 68.

sowenig, wie die von Greppin[1]). Tal trachtete das Chromsilber durch successive Behandlung mit 10⁰/₀igem Natriumsulfid in Schwefelsilber umzuwandeln. Greppin führt zuerst die Chromverbindung in Bromsilber über, indem er die Schnitte 30—40 Sekunden lang mit einer 10⁰/₀igen Lösung von Hydrobromsäure behandelt, wobei sie sofort strohgelb bis weiss werden, dann setzt er die Schnitte gut ausgewässert und aufgehellt unter dem Deckglas in Kanadabalsam dem Sonnenlichte aus, durch dessen Einwirkung eine dunkelviolette Färbung des Präparates eintritt und die imprägnierten Zellen und Fasern wieder in schwarzer Farbe hervortreten. Die so behandelten Schnitte kann man (noch vor der Lichteinwirkung) mit einem beliebigen Farbstoff nachfärben, auch nach Weigert's Methode behandeln. — Meine eigenen Erfahrungen sind dieser Methode nicht günstig; der grösste Teil der Imprägnation ging bei meinen Versuchen durch die Prozedur verloren. Auch L. Sala (a. a. O. p. 23) scheint damit keine besonders glänzenden Erfolge erzielt zu haben.

Golgi[2]) und Obregia[3]) führen durch ihre Methoden eine Umwandlung der Quecksilber- resp. Silberverbindung in eine Goldverbindung herbei. Beide Methoden sind so umständlich, dass sie sich einer ganz ausführlichen Wiedergabe hier entziehen. Golgi erreicht seinen Zweck durch Eintauchen der Schnitte in eine Mischung, wie man sie zum Hervorrufen aristotypischer Photographien benutzt. Bei Obregia's Methode kommen die Schnitte, ohne mit Wasser in Berührung gebracht zu werden (auch in der Vorbehandlung muss Wasser vermieden werden), auf 15—20 Minuten in folgende Mischung: 1⁰/₀ Goldchloridlösung = 8—10 Tropfen, Alkohol absol. = 10 ccm. Man fertigt sich die Lösung eine halbe Stunde vorher frisch an und setzt sie bis zur Benützung dem Tageslichte aus. Nun spült man die Schnitte, in denen mittlerweile das Silber durch Gold ersetzt wurde, rasch in 5⁰/₀ Alkohol und Wasser ab und bringt sie auf 5—10 Minuten in 10⁰/₀iges Fixiernatron, worauf sie dann gründlich ausgewässert werden. Die Präparate sind einer jeden Nachfärbung zugänglich.

[1]) L. Greppin, Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Golgi'schen Untersuchungsmethode des centralen Nervensystems. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1889.

[2]) C. Golgi, La rete nervosa diffusa degli organi centrali del sistema nervoso. Rendiconti del R. Istituto Lombardo di Scienze e Lettere. Serie II, Vol. XXIV, 1891. — Vergl. Sammelwerk, p. 260.

[3]) A. Obregia, Fixierungsmethode der Golgi'schen Präparate des Centralnervensystems. Virchow's Archiv Bd. 72, 1890, p. 387.

Am einfachsten und zweckmässigsten scheint das Verfahren von Kallius[1]) zu sein, das, abweichend von den vorgenannten Methoden, auf einer Reduktion des Silbers beruht. Kallius benützt hierzu den aus der photographischen Technik bekannten „fünffachen Hydrochinonentwickler (5 g Hydrochinon, 40 g Natr. sulfurosum, 7,5 g Kalium-carbonicum und 250 g Aqua dest.). Hiervon giebt man 20 ccm auf 230 ccm destilliertes Wasser. Vor dem Gebrauch versetzt man diese Mischung (wovon natürlich jeweilen nur eine gewisse Quantität in einem Schälchen benutzt wird) zu 1/3—1/2 mit absolutem Alkohol. Hat man davon zu viel hinzugesetzt, so fällt das Kalium carbonicum aus, was man indes wieder durch den Zusatz von etwas Hydrochinonlösung reparieren kann. Der Zweck des Alkoholzusatzes ist, Diffusionsströme aus dem alkoholdurchtränkten Schnitte zu verhindern. In dieser Lösung bleiben die Schnitte mehrere Minuten, wobei sie sich grau bis schwarz färben. Nun werden sie in ein Schälchen mit 70% Alkohol eingetaucht; schon jetzt kann man beobachten, wie sie heller werden. Hierauf kommen sie auf 5 Minuten in eine wässerige Lösung von Natrium subsulfurosum (N. s. 10, zu Aqua dest: 50,). Hier löst sich alles chromsaure Silber mit grösster Leichtigkeit auf, nicht aber das metallische, reduzirte Silber. War infolge zu kurzen Aufenthaltes in der Hydrochinonlösung noch nicht alles Chromsilber zu Silber reduziert, so kann die Imprägnation leiden; es kommt also alles auf eine richtige, durch Probebehandlung einzelner Schnitte zu ermittelnde Zeitdauer der Hydrochinoneinwirkung an. Schliesslich wässert man die Schnitte 24 Stunden lang aus. Nachfärben nach Belieben. Die Methode giebt, wie sich Verfasser überzeugt hat, vortreffliche Resultate.

Zum Schlusse mag hier noch eine Methode Erwähnung finden, die mit Recht als eine Modifikation der Golgi'schen Sublimatmethode betrachtet wird, wie sie denn auch bezüglich der Bilder, die sie liefert, den engsten Anschluss an die Golgibilder zeigt. Es ist dies die Cox'sche Methode[2]), die in Deutschland hauptsächlich von W. Krause[3]) eingeführt wurde. R. y Cajal hat

---

1) E. Kallius, Ein einfaches Verfahren, um Golgi'sche Präparate für die Dauer zu fixieren. Merkel-Bonnet's Anatomische Hefte. Bd. II, 1892, p. 271.

2) W. Cox, Imprägnation des centralen Nervensystems mit Quecksilbersalzen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 37, 1891.

3) W. Krause, Die Retina. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. VIII, 1891.

sie neuerdings bei seinen Untersuchungen über das Ammonshorn [1]) mit Erfolg angewendet. Sie giebt ebensolche schwarze Bilder, wie die Golgi'sche Methode, nur mit dem Unterschied, dass sich dabei regelmässig fast alle Elemente, die am Schnitte enthalten sind, imprägnieren. Es ist dies in mancher Beziehung ein Vorteil, indem z. B. dadurch die topographische Anordnung von Zellenschichten, Fasergeflechten u. s. w. übersichtlicher zur Ansicht kommt, aber insofern ein Nachteil, als eben durch die Üppigkeit der Imprägnation das Studium der einzelnen Zellenindividuen unmöglich gemacht wird. — Man giebt bei der Cox'schen Methode kleine Stückchen des Centralnervensystems in folgendes Gemisch:

Kali bichromicum 5%	20
Sublimat 5%	20
Aqua destillata	30—40
Kali chromicum flavum (von stark alkalischer Reaktion) 5%	16

Einwirkungsdauer der Flüssigkeit: im Winter wenigstens 2 bis 3 Monate, im Sommer ein Monat. Weitere Verarbeitung genau wie bei der Golgi'schen Methode. Nachfärbungen, z. B. mit Alaunkarmin nicht ausgeschlossen. Auch die Cox'sche Methode gelingt bei jungen Tieren besser als bei völlig entwickelten. Cajal erhielt seine besten Präparate bei dem einen Monat alten Kaninchen [2]).

[1]) S. R. y Cajal, Estructura del asta de Ammon y fascia dentata. Madrid 1893.

[2]) R. y Cajal hat in der soeben erschienenen französischen Übersetzung seiner zusammenfassenden Darstellung (Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux. Paris 1894) p. 175—186 eine etwas ausführlichere technische Anleitung zur Golgi'schen Methode gegeben, die hier nicht mehr benützt werden konnte. Sie enthält übrigens nichts anderes, als was hier schon referiert wurde.

II. Allgemeines über die Nervenzellen.

Die Nervenzellen des Gehirns und des Rückenmarkes gehören bekanntlich alle[1]) dem multipolaren Typus an. Im Jahre 1851 machte Rudolf Wagner[2]) an den Nervenzellen der elektrischen Lappen am Torpedogehirn die Wahrnehmung, dass von diesen Fortsätzen nur ein einziger, seltener noch ein zweiter[3]) mit einer Nervenfaser zusammenhängt, während die übrigen zu den Fasern in keiner direkten Beziehung stehen. Nachdem auch Remak 1854[4]) aus dem Rückenmark und Gehirn des Ochsen über ähnliche Er-

---

[1]) Bezüglich einer einzigen Zellengattung ist dies fraglich. Das sind die grossen „blasigen" Nervenzellen, die man längs der „absteigenden Trigeminuswurzel" findet. Deiters hat sie (Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark, p. 91 und 92) als unipolar, der protoplasmatischen Fortsätze entbehrend, geschildert. Golgi kam unlängst (Atti della R. Accademia dei Lincei. Vol. 2, 1893. S. auch: Sammelwerk, p. 261, Über den Ursprung des vierten Hirnnerven) auf diese Zellen, die er für die Ursprungszellen des N. trochlearis hält, zurück und schloss sich auf Grund von gefärbten Schnitten und Isolationen der Deiters'schen Darstellung an. Indessen hat Merkel schon vor dem Erscheinen der Golgi'schen Arbeit an diesen Zellen noch einen zweiten Fortsatz gefunden und bezeichnete sie daher als bipolar und kürzlich zeigte v. Kölliker (Handbuch der Gewebelehre des Menschen, VI. Aufl. Bd. 2, 1893, p. 289), dass sie weder unipolar, noch bipolar, sondern ebenso wie alle anderen centralen Nervenzellen, multipolar sind. Nach v. Kölliker haben diese Zellen mit dem IV. Hirnnerven nichts zu thun, sondern gehören, wie das schon Meynert angegeben hat, zur absteigenden Quintuswurzel.

[2]) R. Wagner, Handwörterbuch der Physiologie, herausgegeben von R. Wagner, Bd. III, Abt. 1, p. 377. S. auch: Neurologische Bemerkungen. Nachrichten der Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen, 1851, Nr. 11.

[3]) Dies ist, wie ich auf Grund eigener Untersuchungen am Lobus electricus von Torpedo in Übereinstimmung mit M. Schultze (Deiters'sches Werk p. 57) versichern kann, irrtümlich; die Zellen besitzen nur einen einzigen Nervenfortsatz.

[4]) E. Remak, Über multipolare Ganglienzellen. Berichte über die Verhandl. d. k. preuss. Akad. Berlin 1854, p. 29. — S. auch: Über den Bau der grauen Säulen im Rückenmarke der Säugetiere. Deutsche Klinik, 1855, Nr. 27.

fahrungen berichtet hatte, wurde von Deiters[1]) die Wagner-Remak'sche Beobachtung durch umfassende Untersuchungen am Rückenmark und Gehirn des Menschen bestätigt und als ein Gesetz von allgemeiner Geltung, als ein Strukturprinzip sämtlicher centralen Nervenzellen nachgewiesen. Die Fortsätze der Nervenzellen zerfallen nach Deiters in zwei Kategorien. Die meisten unterliegen fast gleich von ihrem Ursprunge an einer fortschreitenden Verästelung und verlieren sich in ihren unmessbar feinen Endzweigchen in der „porösen Grundsubstanz". Deiters bezeichnet diese Ausläufer, in die die Substanz des Zellkörpers unverändert einzutreten scheint, als Protoplasmafortsätze. Davon unterscheidet sich durch sehr bestimmte Merkmale ein einzelner Fortsatz, der von Anfang an mehr das Aussehen eines Achsencylinders darbietet und unverästelt direkt zur Bildung einer dunkelrandigen Nervenfaser schreitet. Dies ist der Nervenfaser- oder Achsencylinderfortsatz.

In der Deiters'schen Verallgemeinerung lag ohne Frage ein ausserordentlicher Fortschritt in der Erkenntnis des Nervensystems und mit Recht durfte Henle in seiner meisterhaften historischen Zusammenstellung[2]) sagen, dass dadurch eine neue Basis in der Anatomie des Nervensystems geschaffen wurde.

Auch heute stehen wir noch auf dem Standpunkt der Deitersschen Klassifikation; sie hat den Anschauungen, die die neuen Methoden geben, glänzend Stand gehalten. Wichtige Zusätze sind freilich hinzugetreten; sie sollen in den folgenden Blättern ausführlich besprochen werden. Auch lässt sich das, was Deiters über das Verhalten dieser Fortsätze weiterhin sagt, nicht mehr in vollem Umfange festhalten. Denn Deiters liess von den Protoplasmafortsätzen zarte seitliche Ästchen vom Charakter dunkelrandiger Nervenfasern entspringen und so die Zellen ausser mit dem Achsencylinderfortsatz noch mit einem zweiten System von Nervenfasern in Zusammenhang treten. Diese Fasern, die in der Vorstellung, die sich Deiters von dem Eingreifen der Nervenzellen in die Architektonik der Nervencentra gebildet hatte, eine grosse Rolle spielten, hat Kölliker schon im Jahre 1867[3]) als zweifelhaft bezeichnet. Es hat sie auch in der Folge niemand gesehen,

---

[1]) O. Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugetiere. Braunschweig 1865, p. 55.

[2]) J. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen, Bd. III, Nervenlehre. Braunschweig 1871, p. 26.

[3]) A. Kölliker, Haudbuch der Gewebelehre, 5. Aufl. 1867, p. 277.

die Angabe blieb unbeachtet, während die sonstigen Aufstellungen des hervorragenden, der Wissenschaft zu früh entrissenen Forschers, vor allem die von ihm eingeführte Einteilung der Fortsätze sich bald der allgemeinen Zustimmung zu erfreuen hatten.

Die Dinge ändern in der Wissenschaft mit der Zeit ihre Namen. Bald stellte sich das Bedürfnis ein, die etwas schwerfälligen Deiters'schen Bezeichnungen durch bequemere zu ersetzen. Der Achsencylinderfortsatz heisst jetzt (seit Gerlach[1]) fast allgemein Nervenfortsatz, für die protoplasmatischen Ausläufer hat die von His vorgeschlagene Bezeichnung „Dendriten" vielfach Anklang gefunden. Freilich ist keine von diesen Bezeichnungen ganz befriedigend, giebt es doch Nervenfortsätze (bei den sogenannten Zellen vom Golgi'schen Typus), die nicht zu Nervenfasern werden, andererseits kennen wir Dendriten, die sehr wenig oder gar nicht verästelt sind. Die Schäfer'schen[2]) und Rauberschen[3]) Bezeichnungen Neuron und Neurit für Nervenfortsatz stellen nur griechische Übersetzungen des deutschen Wortes dar und haben vor diesem höchstens den Vorzug, dass sie kürzer sind und sich zu Adjektivbildungen besser eignen. Neurit dürfte übrigens eine Zukunft haben. „Hauptfortsatz" statt Nervenfortsatz (Kallius[4])) ist nicht charakteristisch genug, das Wort bringt den fundamentalen Unterschied zwischen den beiden Fortsatzgattungen nicht gehörig zum Ausdrucke. Glücklicher scheint uns der Vorschlag v. Köllikers, den Nervenfortsatz als Neuraxon oder einfach Axōn zu bezeichnen und wir wollen uns dieses Ausdruckes in der Folge öfters bedienen, namentlich in Zusammensetzungen zur Benennung der verschiedenen Nervenzellenformen.

Die Methode, der sich Deiters bei seinen Untersuchungen bediente, war die der Jsolation nach vorhergehender Behandlung mit schwacher Lösung von Chromsäure oder Kali bichromicum.

---

1) J. Gerlach, Von dem Rückenmark, Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. II, 1871, p. 681. — Gerlach nennt zwar Deiters als denjenigen, der diesen Namen in Vorschlag gebracht hat, doch ist dies irrig; Deiters nannte den fraglichen Ausläufer „Nervenfaserfortsatz". Gerlach hat hier unbewusst einen neuen Namen eingeführt, der in der Folge Wurzel fassen sollte.

2) E. A. Schäfer, The nerve cell considered as the basis of neurology. Brain, 1893, p. 136.

3) A. Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. II. Abt. II. Nervenlehre. Leipzig 1894. p. 279.

4) E. Kallius, Untersuchungen über die Netzhaut der Säugetiere. Merkel-Bonnet's Anatomische Hefte, 1894, p. 528.

Auch in der Folge, bis zum epochemachenden Auftreten Golgi's war es hauptsächlich das Zerzupfungsverfahren, das zur Darstellung der Nervenzellen benutzt wurde. Hatten nun auch spätere Forscher — vor allen Gerlach — an der Hand dieses Verfahrens viel vollendetere Präparate erzielt als Deiters, so lag es doch in der Natur der Sache, dass man bei einer Technik, die die Zellen aus allen ihren Beziehungen herausreisst, über den von Deiters erreichten Standpunkt nicht erheblich hinauszukommen vermochte.

An den verschiedenartigsten Angaben fehlte es freilich nicht. Von diesen haben innerhalb der Periode zwischen Deiters (1865) und Golgi (Hauptwerk 1885) folgende eine grössere Aufmerksamkeit auf sich gelenkt:

1. Von zahlreichen Forschern wurde eine direkte Verbindung benachbarter Nervenzellen untereinander als eine unzweifelhafte Thatsache hingestellt. Derartige Behauptungen treten uns schon von Valentin (1838) an bis auf unsere Tage in allen denkbaren Färbungen entgegen. Bald handelt es sich um breitere Verbindungsbrücken, sog. Anastomosen, bald um den Übergang zartester Endreiserchen ineinander; bald wird nur einigen von den Fortsätzen solche Dignität zugeteilt, bald werden wieder alle Ausläufer ausser dem nervösen schlechthin als Intercellularbrücken aufgefasst. Es ist nicht zu verkennen, dass das Streben nach der Auffindung solcher Anastomosen zumeist einer früher allgemein verbreiteten, auch noch heutzutage nicht ganz verschwundenen physiologischen Vorstellung seinen Ursprung verdankt: der Voraussetzung, dass zur Übertragung des Erregungszustandes von einer Zelle auf die andere unbedingt eine Kontinuität des Protoplasmas beider notwendig sei. Wenn aber diese Verbindungen von manchen Seiten als leicht konstatierbar geschildert wurden, so musste es doch auffallen, dass ein so erfahrener und glücklicher Beobachter wie Kölliker nie was davon gesehen, vielmehr von Anfang an gegen diese Anschauungen beharrlich Front gemacht hat. Auch Deiters hat sich gegen die Anastomosen ausgesprochen. Ganz neuerdings hat die Lehre von den Anastomosen der Dendriten unerwartet einen neuen und zwar sehr beachtenswerten Anhänger gefunden in Dogiel, allerdings nur mit Rücksicht auf die Nervenzellen der Netzhaut. Wir werden weiter unten auf die Dogiel-schen Angaben zurückkommen.

2. Mehrere Forscher (Roudanowsky, Schiefferdecker, Beisso u. A.) haben behauptet, dass alle Nervenzellen mehr als einen einzigen typischen Nervenfortsatz besitzen.

3. Die grösste Beachtung und lebhafteste Diskussion erfuhren die Ausführungen Gerlach's[1]. Ihr grosser Erfolg ist hauptsächlich darauf zurückzuführen, dass sie die prinzipiell wichtigsten Fragen der Struktur des Nervensystems berühren und über den inneren Zusammenhang der Nervenelemente, den Aufbau der Centralorgane ein nach allen Seiten hin abschliessendes Schema geben, ein Schema, worin dem festgewurzelten physiologischen Postulat jener Zeit: der Voraussetzung direkter Verbindungen der Nervenelemente untereinander gehörig Rechnung getragen ist. Mit Hülfe der schon eingangs erwähnten Goldfärbung gelang es Gerlach, an allen Stellen der grauen Substanz ein bis dahin unbekanntes überaus reiches Geflecht zartester Nervenfasern nachzuweisen. Hier liegt ein positiver Befund vor, erzielt durch eine neue Methode. Gerlach fasste dieses Fasergewirr als ein wirkliches engmaschiges Netz, ein echtes Retikulum auf und leitete es aus den mit ihren feinen Endverzweigungen gitterförmig verschmolzenen Protoplasmafortsätzen ab. Nach dieser Auffassung würden also alle Nervenzellen der Centralorgane geradezu ein Continuum miteinander bilden. Hiermit betrat aber Gerlach das Gebiet der anatomischen Hypothese, denn jenes Fasergewirr ist unauflösbar und niemand wird es nach jenen Goldbildern entscheiden können, ob es ein wirkliches Netz oder nur ein Geflecht ist. Gerlach ging aber noch weiter. Aus dem Netze sollen sich nun auf der anderen Seite wieder, durch allmähliches Zusammenfliessen der Ästchen, breitere Fasern entwickeln, die teils in die weisse Substanz der Stränge eintreten, teils zu Fasern der hinteren Wurzeln werden. Somit hätten also die Nervenfasern eine doppelte Ursprungsweise:

1. direkt aus den Zellen als ihre Nervenfortsätze,
2. indirekt aus den Zellen durch Vermittelung des aus ihren Dendriten hervorgehenden Nervennetzes.

Nach der ersteren Art sollen im Rückenmarke die vorderen, nach der letzteren die hinteren Wurzeln entspringen. Einen direkt cellulären Ursprung sensibler Fasern hielt Gerlach aus dem Grunde für unwahrscheinlich, weil er an den Nervenzellen der Clarke'schen Säulen, zu denen die Faserbündel der hinteren Wurzeln augenscheinlich in Beziehung treten, einen Nervenfortsatz stets vermisste, und er glaubte es „sicher aussprechen zu dürfen, dass nicht alle Ganglienzellen Nervenfortsätze besitzen".

[1] J. Gerlach, Von dem Rückenmark, Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. II., 1871, p. 682.

Am leichtesten können wir uns Gerlach's Auffassung über die Ursprungsweise der sensiblen Fasern durch den Vergleich des Gerlach'schen Netzes mit dem Kapillarnetz der Blutgefässe vergegenwärtigen; den in das Kapillarnetz einmündenden Arterien würden die Dendriten, den sich daraus entwickelnden Venen die Fasern der hinteren Wurzeln entsprechen.

Gerlach's Anschauungen wurden am entschiedensten von Boll[1]) geteilt, der das von jenem Forscher vertretene Schema auch in der Kleinhirnrinde nachzuweisen versuchte, indem er aus den buschigen protoplasmatischen Verästelungen der Purkinjeschen Zellen durch Zusammentreten der Zweigchen neue, rückläufige Nervenfasern ableitete. Ähnliches nahmen Andere für die Pyramidenzellen der Grosshirnrinde an. Für wirbellose Tiere fand Gerlach's Hypothese den eifrigsten und konsequentesten Vertreter in B. Haller[2]), der in einer Reihe sorgfältig ausgeführter Publikationen die doppelte Ursprungsweise der Nerven, teils als direkte Ausläufer der Nervenzellen, teils aus dem centralen Nervennetz der Punktsubstanz zu begründen bestrebt war.

Was zeigen uns nun unsere neuen Methoden, welchen Standpunkt haben wir auf Grund dessen, was uns diese gelehrt haben, den im vorstehenden präzisierten Fragen gegenüber einzunehmen?

Bei einer Besprechung der Golgibilder kann man nicht umhin, mit der Betonung dessen anzufangen, mit welch' ausserordentlicher Klarheit und Vollständigkeit die Nervenzellen samt ihren Ausstrahlungen mit dieser Methode zur Darstellung gelangen. Wie mühevoll war es ehedem, diese Zellen durch Isolation in wenigstens annähernd intaktem Zustande darzustellen. Gelang nach vielen vergeblichen Bemühungen endlich ein derartiges Präparat, so wurde es als Kabinetstück in den Sammlungen mikroskopischer Präparate sorgfältig aufbewahrt. Und doch zeigen uns die jetzt mit der Golgi'schen Methode spielend leicht erzielbaren Bilder, dass das, was man bis dahin sehen konnte, fast immer nur Fragmente, verstümmelte Exemplare oder Zerrbilder waren; im besten

---

1) F. Boll, Die Histologie und Histogenese der nervösen Centralorgane. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Bd. IV, 1874. p. 71.

2) Béla Haller, 1. Untersuchungen über marine Rhipidoglossen II. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 11, 1885. — 2. Über die sogenannte Punktsubstanz im Centralnervensystem. Ebend. Bd. 12, 1886. — 3. Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arbeiten aus d. zool. Institut zu Wien. Bd. 8, 1889. — 4. Über das Centralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von Orthagoriscus mola. Morph. Jahrbuch, Bd. 17, 1891.

Falle konnte an Isolationspräparaten nicht entschieden werden, ob die scheinbaren Endspitzen der Ausläufer wirklichen Enden entsprechen oder nur den Stellen, wo die Ausläufer abgerissen sind. Erst durch die neuen schwarzen Bilder gewannen wir vollkommene, und da die Zellen inmitten ihrer natürlichen Beziehungen hervorgerufen werden, nach allen Richtungen hin zuverlässige Bilder ihrer Form und Verästelungsweise. Vor Golgi hat gewiss niemand eine Nervenzelle in ihrer Totalität gesehen. Die Forschung ist nunmehr aus dem Stadium problematischer Vermutungen in eine positivere Ära eingetreten. Es handelt sich nicht mehr um Konjekturen wie ehedem, sondern um handgreifliche Beobachtungen; dies merken wir sofort an diesen so markanten Bildern. An den meisten Nervenzellen tritt uns ein Reichtum der Verästelung entgegen, von dem man eigentlich vormals keine richtige Vorstellung hatte. Wer sollte nicht erstaunt sein z. B. beim Anblick einer in gelungener Weise geschwärzten Purkinje'schen Zelle (Fig. 1), einer motorischen Vorderhornzelle u. s. w. Wir sehen dem Zellkörper ein luxuriöses Buschwerk von Dendriten entströmen, dem gegenüber der Zelleib selbst oft geradezu in den Hintergrund tritt. Angesichts dieser Bilder muss man sich in der That fragen, wozu dieser enorme Aufwand dient? Der physiologische Erklärungsversuch reicht einer solchen Fülle von Ästen gegenüber oft nicht mehr aus.



Fig. 1.
Purkinje'sche Zelle aus der Kleinhirnrinde einer 15tägigen Katze nach Cajal (Sur les fibres nerveuses de la couche granuleuse du cervelet. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 1890 Bd. VII, T. I, Fig. 2).

Die beiden Fortsatzkategorien sind an Golgi'schen Präparaten durch sehr bestimmte histologische Merkmale von einander unterschieden. Die Dendriten zeigen ein ganz bestimmtes Gepräge. Breit und derb, echte zerklüftete Protoplasmateile an ihrem Ursprunge, verdünnen sie sich allmählich durch vielfache hirschgeweihartige Teilungen. Bezeichnend für sie ist vor allem ihr unregelmässiger, freier Verlauf, dann ihre knorrige Beschaffenheit, indem sie bis in ihre Endverästelung hinein mit zahlreichen un-

regelmässigen Varikositäten besetzt erscheinen. Sind diese Varikositäten wirklich im Bau der Dendriten begründet oder sind es nur Kunstprodukte? Unserer Ansicht nach sind sie nicht durchweg als Kunstprodukte aufzufassen. Stellen sie sich doch auch an Methylenblaubildern ein, und, was für ihre thatsächliche Existenz am meisten beweisend ist: sie kehren bei einzelnen Zellsorten in einer bestimmten typischen Form wieder. So zeichnen sich z. B. die Dendriten der Purkinje'schen Zellen ebenso wie die der grossen



Fig. 2.
Motorische Vorderhornzelle aus dem Rückenmark eines 30 cm l. menschlichen Fötus. Golgi'scher Kollateralast am Nervenfortsatz.

Pyramidenzellen der Grosshirnrinde durch einen charakteristischen kontinuierlichen reifartigen Besatz aus. Dann sieht man sie auch an anderweitigen Färbungen z. B. an Nissl'schen Präparaten, und es gelingt sogar der Nachweis, dass sie teilweise wenigstens durch oberflächliche Ansammlung einer chromophilen Substanz bedingt werden (siehe später). Indes muss zugegeben werden, dass diese Varikositäten durch die Golgi'sche Methode, die, wie das im vorigen Kapitel ausgeführt wurde, nebst der intracellulären Durchtränkung auch auf Bildung eines oberflächlichen Nieder-

schlages auf den nervösen Elementen beruht, wesentlich gesteigert werden, denn an gewöhnlichen Färbepräparaten, Karminfärbungen u. s. w. zeigen die Dendriten in der That ein etwas glatteres Aussehen, wobei allerdings auf der anderen Seite Schrumpfungsvorgänge im Spiele sein können. Übrigens sind diese Varikositäten stets viel ausgeprägter im fötalen Centralorgan als bei entwickelten Geschöpfen. Überhaupt sehe ich durch Vergleichung von Imprägnationspräparaten aus dem Rückenmarke von menschlichen Embryonen einerseits und neugeborenen bis 1 jährigen Kindern anderseits, dass die Dendriten der Nervenzellen im ausgebildeten Rückenmarke einen viel gestreckteren, geradlinigeren, regelmässigeren Verlauf besitzen, als im noch nicht ganz entwickelten Zustande. Die Dendriten zeigen manchmal eine enorme Ausdehnung; im Marke umspannen sie weite Bezirke des Querschnittes, strahlen nach allen Richtungen auseinander, gehen durch vordere und hintere Kommissur hindurch auf die andere Seite hinüber, ragen auch vielfach — Golgi's, Kölliker's und Cajal's Befunden gemäss — tief in die weisse Substanz hinein; in der Rinde des Gross- und Kleinhirns streben sie aus deren Tiefe fast bis zur Oberfläche empor. Die Art und Weise, wie sie an der Zelle entspringen, wie sie sich weiter verästeln, ist an den verschiedenen Zellgattungen sehr wechselnd, sie ist es, die, nebst der Gestalt des Zellkörpers und der Abgangsweise des Nervenfortsatzes, die Eigenart einer jeden Zellsorte bedingt. Es ist erstaunlich, welche Mannigfaltigkeit bestimmter, wohlcharakterisierter Zelltypen durch geringe Variationen verhältnismässig so einfacher Mittel zuwege gebracht wird. Vergleichen wir z. B. die in den Figuren 1—4 abgebildeten Zellgattungen: eine Purkinje'sche Zelle, eine motorische Zelle aus dem Vorderhorn, eine Zelle aus dem Nucleus dentatus cerebelli und eine Pyramidenzelle aus der Grosshirnrinde miteinander; welch' typische Unterschiede im Habitus der Elemente! Man erkennt leicht, dass das verschiedene Aussehen wesentlich durch das ungleiche Verhalten der Dendriten veranlasst wird: bei der motorischen Zelle entspringen sie annähernd allseitig und sind ziemlich reich verästelt, bei den beiden Kleinhirnzellen entspringen sie nur an der einen Seite des Zellkörpers, sind aber noch üppiger verzweigt als bei der Vorderhornzelle, bei der Pyramidenzelle ist ihre Zahl beschränkt, der Hauptdendrit geht aus der Spitze der Zelle hervor, ist geradlinig, derb, einfach, nur ganz oben teilt er sich in einige Äste. Überhaupt ist der Formreichtum der inneren Struktur der nervösen Centralorgane staunens-

wert; nirgends tritt, wie v. Kupffer in einem anregenden kurzen Vortrag[1]) mit Recht betont, die grossartige Gestaltungskraft der Natur in solchem Masse zu Tage, wie hier. Es genügt z. B., auf den wunderbar komplizierten Bau der eigentlich auch zu dem Centralnervensystem gehörigen Netzhaut hinzuweisen; was schliesst dieses zarte Häutchen alles in sich! Aber auch der Bau der Kleinhirnrinde, des Bulbus olfactorius, des Ammonshorns u. s. w. muss in uns solche Betrachtungen erwecken. Eine Einteilung der Nerven-

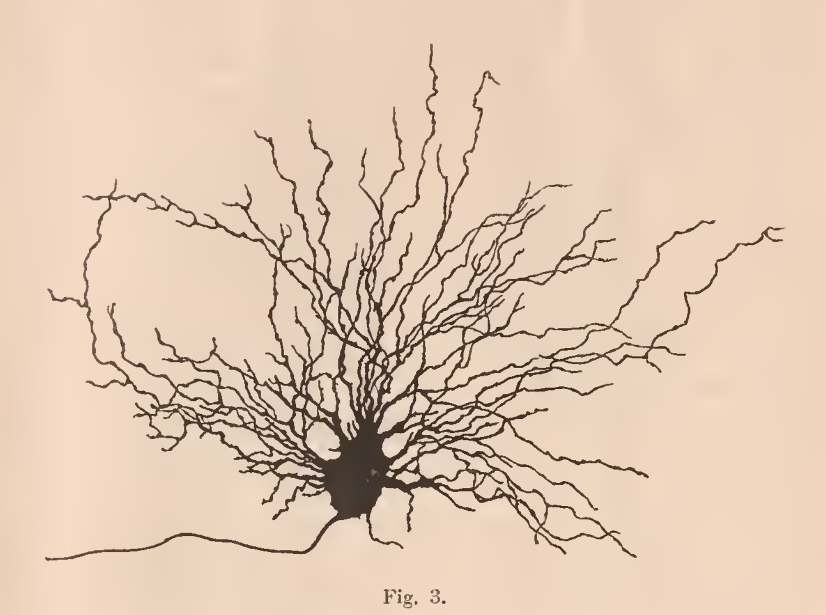


Fig. 3.

Nervenzelle aus dem Nucleus dentatus cerebelli, von einem 34 cm l. menschlichen Embryo.

zellen auf Grund der verschiedenen Ursprungsweise ihrer Dendriten in monodendritische, polydendritische u. s. w. hat keinen Zweck.

An gelungenen Golgi'schen Präparaten gelingt es mit grosser Leichtigkeit, die Dendriten bis in ihre feinsten Verästelungen zu verfolgen. Hierbei ergiebt sich bestimmt die hochwichtige Thatsache, dass die Dendriten alle frei endigen, entweder mit einem Terminalknötchen oder einfach spitz auslaufend. Weder zwischen

---

1) C. v. Kupffer, Die Neuren-Lehre in der Anatomie des Nervensystems. Münchener med. Wochenschr. 1894, p. 241.

den Astchen ein und derselben Zelle, noch zwischen denen benachbarter Exemplare bestehen Verbindungen. Um sich von diesem fundamentalen Strukturverhältnis an Golgi'schen Präparaten zu überzeugen, wird man sich am besten an solche Stellen halten, wo sich nur wenige Zellen nebeneinander imprägniert haben. Dann wird es nicht schwer sein, eine jede Zelle als durchaus selbständiges Individuum zu erkennen, jeden Dendriten frei endigen zu sehen. Sobald freilich an mehreren benachbarten Zellen einschliesslich ihrer zarten, durcheinander gewirrten Ausstrahlungen die Reaktion eingetreten ist, ist diese Frage nicht mehr so leicht zu entscheiden. Denn bei der Golgi'schen Methode nehmen alle Fortsätze eine tiefschwarze, undurchsichtige Beschaffenheit an; legen sie sich nun quer übereinander, so werden sie an ihren Kreuzungsstellen vielfach einer flüchtigen Betrachtung als verschmolzen erscheinen können, und tritt man namentlich bewusst oder unbewusst von vornherein mit der Intention an das Präparat heran, entgegen der jetzt herrschenden Ansicht Anastomosen zu finden, so wird man solche in der That neben den freien Spitzen in Hülle und Fülle „nachweisen" können. Diese vermeintlichen Anastomosen beruhen natürlich auf Täuschung. Dies ist kein „dogmatischer Standpunkt", sondern

Fig. 4.
Pyramidenzelle der Grosshirnrinde der Maus nach R. y Cajal (Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères, La Cellule 1891, Fig. 7).

positive Beobachtung. Wenn ein sonst so vortrefflicher Beobachter, wie A. S. Dogiel[1]) von den Anastomosen der Dendriten nicht lassen kann, — ein Punkt, worin er übrigens unter den Histologen so gut wie isoliert steht — so ist das nicht leicht erklärlich. Ich habe Hunderte von gelungenen Golgischen Präparaten aus allen Gebieten des centralen wie peripherischen Nervensystems untersucht, aber ebensowenig wie Golgi, Cajal, v. Kölliker, Retzius und van Gehuchten je ein Bild erhalten, das mir den Verdacht einer „Anastomose" nahegelegt hätte. Allein Dogiel bezieht sich hauptsächlich auf die Methylenblaumethode; diese soll es nach ihm sein, die an den Ganglienzellen der Netzhaut ganz bestimmt gegenseitige Verbindungen der Dendriten enthüllt. Wie kommt es aber, darf man mit Recht fragen, dass so hervorragende Beobachter, wie Retzius und Cajal, deren Kompetenz in derlei histologischen Fragen gewiss auch Dogiel nicht in Abrede stellen wird, an denselben Methylenblaubildern nie etwas anderes zu sehen vermochten, als was die Golgibilder zeigen, nämlich an allen untersuchten Stellen ein freies Auslaufen der Dendriten? Cajal[2]) hat es nicht unterlassen, speziell die Netzhaut, auf die sich Dogiel's Angaben beziehen, mit der Methylenblaumethode auf die angeblichen Anastomosen hin zu untersuchen; allein das Ergebnis war auch hier durchaus negativ und er sah sich veranlasst sich energisch gegen die Aufstellungen des Tomsker Histologen zu wenden. Es wird jedem natürlich erscheinen, dass wir in dieser Streitfrage mit Cajal votieren, nicht einem „Dogma" zu lieb, sondern einfach aus dem Grunde, weil sein Standpunkt mit allem, was wir selbst gefunden und was auch anderweitig die neueren Erfahrungen lehren, übereinstimmt. Die Untersuchungen sind hier nunmehr, dank der energischen Forschung, die in den letzten Jahren auf diesem Gebiet entfaltet wurde, zu einem solchen Umfang gediehen, dass eine Verallgemeinerung in dieser Beziehung nicht mehr voreilig erscheint. Man darf es schon aussprechen, dass das freie Auslaufen der

---

[1]) Dogiel streift diese Frage in fast allen seinen Publikationen, specieller beschäftigt er sich damit aber hauptsächlich in folgenden drei Aufsätzen: a) Über die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII, 1891, p. 334 ff. b) Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältnis ihres Achsencylinder-(Nerven-)Fortsatzes zu den Protoplasmafortsätzen (Dendriten). Daselbst, Bd. XLI, 1893, p. 62. c) Zur Frage über das Verhalten der Nervenzellen zu einander. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg. 1893, p. 429.

[2]) S. R. y Cajal, La rétine des vertébrés. La Cellule, T. IX, 1893, p. 127.

Dendriten eine für alle Nervenzellen gültige Regel ist. Diese Thatsache endgültig festgestellt zu haben, ist Golgi's unbestrittenes Verdienst. Auch für das Centralnervensystem der Wirbellosen gilt das gleiche Verhalten; hier verdanken wir seinen bestimmten Nachweis Retzius, dessen umfassende Untersuchungen an der Hand der Methylenblaufärbung angestellt wurden.

Gelangt auch dieses wichtige Strukturprinzip an Golgipräparaten vom Nervensystem erwachsener Geschöpfe vielfach überzeugend zur Anschauung, so gewährt hierüber doch die Benützung des embryonalen oder noch nicht ganz markhaltigen Nervensystems schon wegen der grösseren Einfachheit der Dendriten viel klarere Bilder. Ins hellste Licht aber wird die Thatsache gerückt, wenn wir zurückgehen auf die ersten Stadien der Entwickelung, auf die Periode, da sich die Dendriten eben anlegen, wenn wir ihre Entwickelung von Schritt zu Schritt verfolgen. Dies ist sehr leicht und ins einzelne gehend möglich geworden durch die Golgi'sche Methode. Die Entstehungsweise der Dendriten hat schon His[1]) erschlossen; ihm verdanken wir die ersten richtigen Andeutungen darüber. Indes viel genauer, als an gewöhnlichen Karminserien lässt sich der interessante Vorgang an den Silberbildern klarlegen, denn diese bringen auch die zartesten Fädchen, die minimalsten Höckerchen und Zacken an den Zellen zur Anschauung, was eine andere Methode nicht zu leisten vermag. Das geeignetste Objekt hierzu, schon wegen der leichten Zugänglichkeit, sind sehr junge Hühnerembryonen [Cajal[2]), Lenhossék[3]), Retzius[4])]. Auch die Golgibilder zeigen, was His schon früher an der Hand anderer Methoden nachgewiesen hat, dass die Nervenzellen des Medullarrohres in der ersten Anlage eine durchaus glatte Oberfläche darbieten; ihre typische Gestalt ist, wie das His gezeigt hat, die Birnform (siehe Fig. 5, 6 u. 7). Sie gehen einfach als abgerundete, manchmal auch

---

1) W. His, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Abh. der math.-phys. Klasse d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XV, 1889.

2) S. R. y Cajal, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet. Anat. Anz. Jahrgang V, 1890, p. 609.

3) M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo. Verhandl. des X. internat. medic. Kongresses. Berlin 1890, Bd. II, p. 115.

4) G. Retzius, Zur Kenntnis der ersten Entwickelung der nervösen Elemente im Rückenmarke des Hühnchens. Biolog. Untersuchungen, Neue Folge V, Stockholm 1893, p. 48.

etwas eckige Gebilde in den schon frühzeitig vorhandenen Nervenfortsatz über. Fig. 4 zeigt, aus dem Rückenmarke eines sehr jungen, erst 4tägigen Embryos, eine Anzahl solcher „Neuroblasten", wie wir mit His die Zellen auf diesem Stadium bezeichnen; auch die beiden anderen Figuren weisen solche auf, obgleich sie aus einem viel späteren Stadium sind, was sich daraus erklärt, dass sich beim Hühnchen kontinuierlich bis etwa zum 9. Tage fort und fort neue Nervenzellen bilden. Bezüglich der Fig. 6 wäre noch zu bemerken, dass sie dem untersten Ende des Rückenmarkes entnommen ist, einer Stelle also, wo das Rückenmark bekanntlich einen reduzierten Charakter aufweist; dies prägt sich nicht nur darin aus, dass nur Kommissurenzellen vorhanden sind, motorische

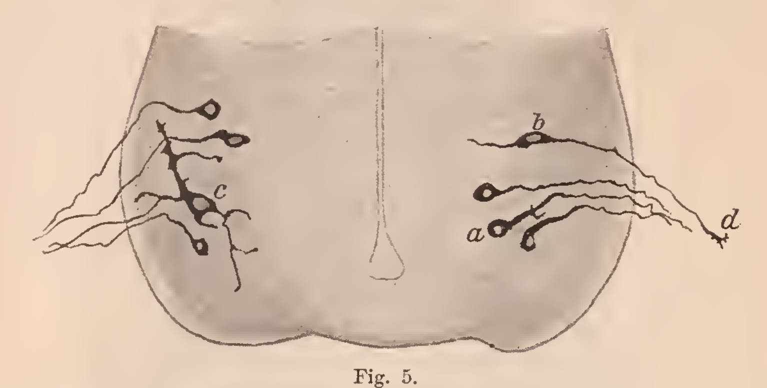


Fig. 5.

Rückenmark eines 4tägigen Hühnchens mit imprägnierten Neuroblasten. a noch glatte, birnförmige Zellen; an Zelle b erster Dendrit, centralwärts gerichtet; c Entwickelung der Dendriten; d Wachstumskeule einer motorischen Faser.

Elemente ganz fehlen, sondern namentlich auch darin, dass diese Kommissurenzellen in ihrer Entwickelung zeitlich sehr zurückbleiben; zu einer Zeit, wo sich schon die meisten Nervenzellen des Rückenmarkes auf vorgeschrittener Stufe befinden, haben sie, wie die Figur zeigt, die Neuroblastenphase noch nicht überschritten.

Nicht lange indes verharren die Zellen in diesem glatten Zustande; denn sowie sie ihre Bildungsstätte, die am Centralkanale gelegene „Keimschicht" verlassen und in äussere Lagen des Markes hinauswandern, stellen sich an ihrer Oberfläche kleine Höckerchen, zackige Vorragungen ein (vergl. namentlich Fig. 5); damit kündigt sich die Bildung der Dendriten an. Es bemächtigt sich ihrer ein merkwürdiger Trieb, die peripherischen Teile ihres Protoplasmas nach allen Richtungen hin auszustrecken. Der Vergleich mit den

Pseudopodien einer Amöbe ist in der That naheliegend; hier wie dort müssen wir die Kräfte, die die Entstehung der Fortsätze bewirken, in das Innere der Zelle verlegen, während freilich für die Richtung und Zahl der Dendriten die Annahme des massgebenden Einflusses gewisser äusserer mechanischer Momente im Sinne der His'schen Anschauungsweise grosse Wahrscheinlichkeit besitzt; es ist sehr plausibel, dass sich die Dendriten hauptsächlich nach solchen Richtungen hin entwickeln, wo sie auf geringeren Widerstand stossen, dass sie gleichsam in präformierte Spalten ihrer

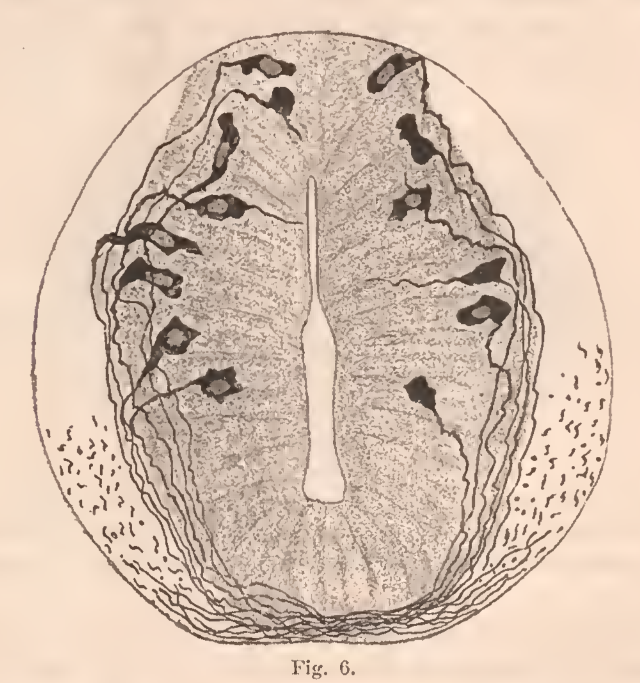


Fig. 6.
Vom untersten Teil des Rückenmarkes eines 11tägigen Hühnchens. Neuroblasten.

Umgebung hineinwachsen. Nicht alle Dendriten werden gleichzeitig angelegt; so findet man z. B. sehr oft (Figuren 5 und 6) schon an den noch in der Herauswanderung begriffenen Neuroblasten als ersten Dendriten einen nach dem Centralkanale hin gerichteten protoplasmatischen Ausläufer entwickelt; in einer früheren Arbeit hatte ich diesen wohl von mir zuerst beschriebenen „centralen Ausläufer" für etwas Primäres, für etwas für manche Neuroblasten Charakteristisches gehalten, stimme aber jetzt Retzius bei, dass er eine sekundäre Bildung, den sich zu allererst anlegen-

den Dendriten darstelle. Auf die Birnform folgt in der Regel die Spindelform (Fig. 7), indem sich die Dendriten an den beiden Spitzen anlegen; dann erst treten auch an den Seitenflächen solche auf (Fig. 5,c), wobei die Zelle ihre Form oft zu einer mehr rundlichen umgestaltet. Jene Vorsprünge verlängern sich in der Folge allmählich zu derben Stäben (Fig. 7), die mit Verdickungen besetzt sind; in diesen Knötchen liegt das Material für die Bildung der weiteren Verästelung. Nach und nach entfaltet sich der anfangs ungeteilte Fortsatz zu einem schönen Geweih und erreicht unter allmählicher Verlängerung successive seine spätere Komplikation. Dies geht aber bei vielen Nervenzellen sehr langsam vor sich, worin ein grosser Unterschied zwischen Dendriten und Pseudopodien liegt. Im Rückenmarke freilich treten die Dendriten schon frühzeitig auf und erreichen auch bald eine ziemliche Entwickelung; denn schon am 4. Tage sieht man beim Hühnchen verzweigte Zellen (s. Fig. 4), und vergleichen wir die Querschnittsbilder des Hühnchen-Rückenmarkes mit denen menschlicher Embryonen, so dürfen wir annehmen, dass bei dem Menschen schon etwa in der 3. Woche Dendriten vorhanden sind. Aber bei manchen Nervenzellen machen die Dendriten, wie wir das bestimmt wissen, einen Teil ihrer Entwickelung recht spät, ja erst nach der Geburt durch; so z. B. die Purkinje'schen Zellen, die kleinen Körnerzellen der Kleinhirnrinde, die Pyramidenzellen. Es liegt auf der Hand, dass diese langsame und typische Entwickelung der Dendriten sehr gegen die von Rabl-Rückhard[1]) u. a. vertretene Hypothese sprechen muss, dass die Dendriten nicht in eine bestimmte Form festgebannte, sondern in stetem amöboidem Wechsel begriffene Bildungen darstellen.



Fig. 7.
Aus dem Rückenmarke eines 5tägigen Hühnchens Motorische Zelle mit beginnender Dendritenbildung.

So sehen wir also, dass die vollkommene Unabhängigkeit der Nervenzellen von einander schon in der Art ihrer ersten Entwickelung begründet ist, ja sich aus dieser als eine natürliche Konsequenz ergiebt. Ebenso, wie in der ersten Anlage, bleiben sie auch

[1]) Rabl-Rückhard, Sind die Ganglienzellen amöboid? Eine Hypothese zur Mechanik psychischer Vorgänge. Neurol. Centralbl., Jahrg. IX, 1890, p. 199.

später, trotz ausgiebigster Komplikationen, getrennt von einander. Denn „Anastomosen“ könnten bei diesem Entwickelungsgang bloss aus einer nachträglichen Verschmelzung erklärt werden, was, wie schon His betont hat, von vornherein unwahrscheinlich ist. Denn wenn das Protoplasma benachbarter Zellen so ohne weiteres ineinander hinüberfliessen könnte, so wäre nicht einzusehen, warum sich dieser Vorgang gerade nur auf die Endspitzen der Dendriten beschränkte, warum sich nicht vielmehr die benachbarten, oft in direkter Berührung stehenden Zellen mit ihrer ganzen Masse zu einem vielkernigen Protoplasmalager, einem Syncytium vereinigen sollten. — Nein, die Nervenzellen sind von Anfang an und bleiben nach wie vor selbständige, für sich bestehende Individuen, sie stehen auch späterhin bloss in Kontaktbeziehungen zu einander. Allerdings wird dieser Kontakt von einer innigen Durchflechtung getragen, indem die baumförmigen Verästelungen benachbarter Zellen in grossartigster Weise ineinander greifen. Aus dieser dichten Verfilzung, an der sich, wie wir sehen werden, vielfach auch andere Elemente, vor allem eine ungeheuere Menge von reich verästelten Gliazellen, dann verzweigte Nervenfasern, Kollateralen, Blutgefässkapillaren beteiligen, geht eben das kompakte Gefüge von Hirn und Rückenmark hervor. Bei der ausserordentlichen Reichhaltigkeit des centralen Filzes scheint es nicht gerade unabweislich, noch eine besondere festere oder auch festweiche Zwischensubstanz, die als Lückenbüsserin zwischen den faserigen und zelligen Bestandteilen dienen und zugleich die Funktion eines mechanisch zusammenhaltenden und in Rücksicht auf die nervösen Vorgänge isolierenden Kittes erfüllen soll, herbeizuziehen. Gesehen hat ja diese Masse thatsächlich noch niemand, und ich glaube, dass man auch mit der Annahme eines das ganze Gewirr durchtränkenden und die minimalen Spalten ausfüllenden Plasma- oder Lymphstromes auskommen könne. Dieser Lymphstrom könnte etwa die Aufgabe der Lymphgefässe anderer Organe erfüllen, was umso annehmbarer erscheint, da es bisher nicht gelungen ist, in den nervösen Centralorganen besondere Lymphbahnen mit überzeugender Sicherheit nachzuweisen.

Der Nervenfortsatz oder Axon (v. Kölliker), Neurit (Rauber), durch die Golgi'sche Methode leicht nachweisbar, ist fast an allen Nervenzellen der Centralorgane in der Einzahl vorhanden (Monaxonen). An einer einzigen Lokalität ist es bisher gelungen, Zellen mit mehreren Nervenfortsätzen aufzufinden. In der oberflächlichsten Schichte der Grosshirnrinde (zellenarme oder

Molekularschicht) hat Cajal[1]) unlängst eine eigenartige Zellenform entdeckt (Fig. 8), von deren tangential ausgebreiteten Dendriten (b) 2—4, ja oft noch viel mehr Ästchen ausgehen, die die Charaktere von feinen Nervenfortsätzen an sich tragen (c) (Polyaxonen). Schon früher hatte Retzius[2]) diese Zellen gesehen und sie auch abgebildet; indessen hat sich der schwedische Forscher damals nicht entschliessen können, sie als Nervenzellen aufzufassen; nach Cajal's Mitteilung kam nun Retzius auf Grund erneuerter Untersuchungen auf die Zellform zurück[3]) und schloss sich nun auch in deren Auffassung an Cajal an. Gleichzeitig aber stellte Retzius eine Erklärung für ihre scheinbare Eigenart auf, durch die nachgewiesen wird, dass sich auch diese Zellen trotz der anscheinenden Vielheit ihrer Nervenfortsätze an die anderen monaxischen Zellen, speziell an diejenigen vom Golgi'schen Typus (siehe weiter

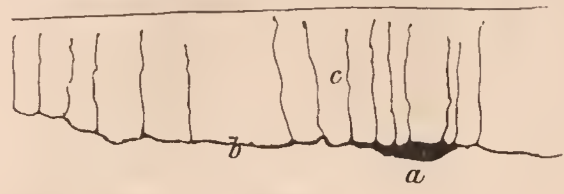


Fig. 8.
Cajal'sche Zellen (Polyaxon) aus der oberflächlichen Schichte der Grosshirnrinde eines Katzenfötus nach Retzius. a Zellkörper; b Protoplasmafortsatz; c Nervenfortsätze.

unten) anschliessen. — Auch im Lobus opticus der Vögel hat R. y Cajal[4]) Zellen mit mehreren Nervenfortsätzen beschrieben, indes kann deren Existenz durchaus nicht als gesichert gelten, da Van Gehuchten[5]) in einer seitdem erschienenen, gleichfalls

---

[1]) S. R. y Cajal, Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule, T. VII, 1891, p. 12.

[2]) G. Retzius, Über den Bau der Oberflächenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und bei den Säugetieren. Verhandl. d. Biolog. Vereins in Stockholm, Bd. I, 1891, p. 92.

[3]) G. Retzius, Die Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde beim Menschen und bei Säugetieren. Biolog. Unters. Neue Folge V, Stockholm 1893, p. 1.

[4]) S. R. y Cajal, Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. Internat. Monatsschrift f. Anat. und Physiologie. Bd. VIII, 1891, p. 349.

[5]) A. Van Gehuchten, La Structure des Lobes optiques chez l'Embryon de poulet. La Cellule, t. VIII., 1892, p. 24.

den Lobus opticus behandelnden Arbeit von jenen Fortsätzen, die Cajal alle als Nervenfortsätze bezeichnet hat, mit Entschiedenheit nur einen einzigen als solchen gelten lässt. — Die noch in der I. Auflage dieses Buches erwähnte Angabe[1]) von ebenfalls mit mehreren Axonen versehenen Zellen in der Substantia gelatinosa der Vögel hat Cajal[2]) seitdem selbst revoziert (resp. sie als Entwickelungsformen bezeichnet), gewiss mit Recht, denn auch Verfasser hat derartige Zellen an vielen Präparaten sowohl aus dem Hühnchenrückenmarke, wo sie Cajal beschrieben hat, wie auch aus dem anderer Tiere und des Menschen vergeblich gesucht. — Anders verhält sich die Sache im peripherischen Nervensystem. Schon in den Cerebrospinalganglien, die eigentlich ihrer Entstehung wie auch ihrer Bedeutung nach freilich noch zu dem centralen zu rechnen sind, finden wir eine Abweichung von dem soeben geschilderten Verhalten: bei allen Wirbeltieren sind diese Zellen im Grunde genommen bipolar und zwar Diaxonen, denn ihre beiden Fortsätze besitzen den Charakter von Nervenfortsätzen; der eine davon zieht centralwärts, der andere nach der Peripherie hin. Die Unipolarität dieser Zellen von den Amphibien herauf ist nur eine scheinbare, indem es sich blos um eine stielförmige Verjüngung des Zellkörpers handelt an der Stelle, wo die beiden Fortsätze ausgehen. Die Zellen sind adendritisch. In den Ganglien des Grenzstranges des Sympathicus und auch in den entsprechenden Kopfganglien haben wir es wieder mit einem Zelltypus zu thun, der dem der centralen Nervenzellen entspricht: dendritische Zellen, die aber nur eine einzige Nervenfaser als Nervenfortsatz entsenden (Cajal, Van Gehuchten, v. Kölliker, L. Sala, Retzius, v. Lenhossék). Nicht so aber in jenen peripherischen, zum Sympathicus gehörigen Ganglien, die man in den verschiedenen Organen eingeschlossen findet. Nach den neuesten Untersuchungen von R. y Cajal[3]), die an dem sympathischen Geflechte der Darmwand angestellt wurden, sind diese Zellen Polyaxonen, indem alle ihre Fortsätze, 2—3 und mehr, entschieden den Habitus von nervösen Fortsätzen aufweisen; eigentliche Dendriten würden diese

[1]) S. R. y Cajal, Pequeñas contribuciones etc. La sustancia gelatinosa de Rolando, p. 52.

[2]) S. R. y Cajal, Pequeñas adiciones á nuestros trabajos sobre la médula y gran simpático general. Madrid 1893.

[3]) S. R. y Cajal, Los ganglios y plexos nerviosos del intestino de los mamíferos. Madrid 1893.

Zellen gar nicht besitzen. Auch v. Kölliker[1]) scheint sich Cajal anzuschliessen. Vielleicht könnte ihr abweichendes Verhalten von allen centralen Zellen, sowie auch von denen der Cerebrospinal- und Grenzstrangganglien mit ihrem merkwürdigen Entwickelungsgang in Zusammenhang gebracht werden. Gelangen sie doch, nach der Entdeckung von His, durch einen eigenartigen Wanderungsvorgang aus ihrer Brutstätte, den Ganglienanlagen, an ihren späteren Aufenthaltsort. Als isolierte Deserteure aus dem Bereich des centralen Nervensystems verschieben sie sich in ganze fremde Gewebe, und so ist es auch nicht zu verwundern, wenn sie unter so abweichenden Bedingungen den centralen Zelltypus nicht mehr festhalten, sondern sich nach eigener Art entwickeln. Es würde sich also herausstellen, dass man im sympathischen Nervensystem auf Grund des histologischen Verhaltens der Zellenelemente scharf zwischen einem centralen Teil, dem Grenzstrang, und einem peripherischen unterscheiden muss, die in dieser Beziehung wesentlich verschieden sind. — Ich möchte indes bemerken, dass ich[2]) bei den ebenfalls zum Sympathicus gehörigen Remak-Kölliker'schen Ganglien in der Zunge des Kaninchens mehr den Eindruck gewann, als ob nur ein einziger von den Zellausläufern als Nervenfortsatz anzusehen wäre. Zellen ohne Nervenfortsatz, Anaxonen, finden sich im Centralnervensystem, wie es scheint, nur an einer einzigen Stelle: in der sog. Körnerschicht des Bulbus olfactorius (Golgi, Cajal). Es ist namentlich Gerlach's Angaben gegenüber zu betonen, dass an den Nervenzellen des Rückenmarkes, auch an denen der Clarke'schen Säulen, bei erfolgreicher Imprägnation ausnahmslos ein Nervenfortsatz nachgewiesen werden kann (Golgi). Damit fällt natürlich schon eine wesentliche Stütze des Gerlach'schen Schemas dahin.

In der Peripherie freilich treten uns vielfach Elemente entgegen, die wir wenigstens ihrer Funktion nach als nervöse bezeichnen müssen, die aber einer nervenfaserartigen Verlängerung durchaus entbehren. Solche sind vor allem die Sinneszellen im Gehörorgan, in den Papillae circumvallatae und foliatae, den Seitenorganen der Fische, u. s. w. Man darf diese Elemente als „Nervenzellen" auffassen, wenn sie gleich mehr das Aussehen von Epithelzellen

---

[1]) A. v. Kölliker, Der feinere Bau und die Funktionen des Sympathicus. Sitzungsber. der Würzburger Physik. Mediz. Gesellschaft, 1894.

[2]) M. v. Lenhossék, Die Geschmacksknospen in den blattförmigen Papillen der Kaninchenzunge. Verhandl. d. Physik.-Mediz. Gesellsch. zu Würzburg, Bd. XXVII, 1894, p. 68.

darbieten, ihre charakteristischen Farbenreaktionen, vor allem aber ihre konstanten Beziehungen zu den Nervenenden kennzeichnen sie als solche. — In der Netzhaut begegnen wir mehreren Zellgattungen, die man als Anaxonen betrachten darf: so den Stäbchen- und Zapfenzellen, die echte epitheloide Sinneszellen darstellen, dann den sog. Spongioblasten, die auch (mit Ausnahme der von Dogiel entdeckten sog. nervösen Spongioblasten beim Hühnchen) eines Nervenfortsatzes entbehren — daher sie Cajal Cellules amacrines (von μακρός und ἴς, die Faser) nennt. Die Spongioblasten lassen sich aber mit den Stäbchen- und Zapfenzellen nicht vergleichen, da sie zahlreiche dendritenartige absteigende Fortsätze besitzen; am meisten schliessen sie sich an die sog. Körnerzellen des Riechlappens (Golgi) an. Die „bipolaren Zellen“ betrachtet Cajal als „Zellen mit kurzem Nervenfortsatz“; mir scheint es mehr gerechtfertigt, diese Elemente noch als Sinnesepithelzellen aufzufassen, da sie doch noch immer viel mehr Ähnlichkeit mit solchen als mit Golgi'schen Zellen haben.

Die Differenzmerkmale des Nervenfortsatzes gegenüber den Dendriten sind an Golgipräparaten so scharf, dass es nach einiger Übung keine besonderen Schwierigkeiten macht, ihn an gelungenen Präparaten herauszufinden. Diese Kennzeichen sind zum Teile schon von Deiters (a. a. O. p. 65) beschrieben worden; Golgi hat sie dann mit grosser Genauigkeit dargelegt. Charakteristisch ist vor allem ein kleiner Ursprungskegel, sowie auch der eigentümlich scharfe Absatz des Fortsatzes vom Zellkörper. Der Ursprung erfolgt entweder direkt von der Zelle oder sehr häufig, wie das schon Deiters seinerzeit gezeigt hat (a. a. O. p. 56), von einem protoplasmatischen Stämmchen in der Nähe des Zellkörpers oder manchmal (z. B. an den Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde) recht weit davon; ja für manche Zellen, wie die soeben erwähnten Cajal'schen, für die kleinen Körnerzellen der Körnerschicht der Kleinhirnrinde ist gerade letztere Ursprungsweise typisch. Das Hauptmerkmal des Nervenfortsatzes liegt in seinem gleichmässigen Kaliber, sowie in seiner glatten, regelmässigen Beschaffenheit; gewöhnlich präsentiert er sich mit der Schärfe eines schwarzen Zwirnfadens auf hellem Grunde. Er ist in der That etwas ganz anderes, als die Dendriten, dies ergiebt sich auch in erster Reihe aus seiner Entwickelungsweise, dann auch aus dem verschiedenen inneren histologischen Verhalten, worauf wir an einer anderen Stelle zurückkommen werden. Die Dendriten bilden mit dem Zellkörper eigentlich eins, sie gehören zu dem

Zellkörper, der Axon ist ein Produkt der Zelle und hat in diesem Sinne mehr Selbständigkeit als jene. Deiters und nach ihm Gerlach, Boll, Ranvier u. a. haben an dem Nervenfortsatze gleich an seinem Ursprunge eine Verdünnung beschrieben und auch abgebildet (s. z. B. Deiters, a. a. O. Fig. 1, Gerlach, Stricker's Handbuch Fig. 224 und 225). Die Golgi'schen und die Methylenblaubilder lassen hiervon nichts erkennen, und es kann daher keinem Zweifel unterliegen, dass es sich hier entweder um ein durch das Zerzupfungsverfahren hervorgerufenes Kunstprodukt, oder um ein Übersehen der noch vorhandenen Markscheide handelt, deren Reste an Isolationspräparaten den Fortsatz in einiger Entfernung von der Zelle etwas dicker erscheinen liessen.

Die Nervenfortsätze sind von verschiedener Dicke; im allgemeinen scheint es, dass ihre Breite bis zu einem gewissen Grade mit der Länge ihres Verlaufes in proportionalem Verhältnis steht (Schwalbe). So zeichnen sich z. B. an den motorischen Vorderhornzellen die Axonen, die weit hinaus bis an die Muskulatur der entlegensten Gebiete verlaufen, in der Mehrzahl wenigstens durch besonders starkes Kaliber aus. Am schönsten aber kommt dieses gesetzmässige Verhalten an den Spinalganglienzellen zum Ausdruck. Der centrale Ausläufer hat in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine kürzere Strecke zurückzulegen als der peripherische; er hat nur vom Ganglion bis zum Rückenmark vorzudringen und in diesem noch ein zumeist wohl nicht allzu langes Stück in der Längsrichtung zu verlaufen; der peripherische umfasst hingegen in seinem Lauf die viel ansehnlichere Strecke zwischen Spinalganglion und sensiblem Endbezirk, Haut, Schleimhaut u. s. w. Dem entspricht nun die zuerst wohl von mir bei dem Frosche mit Bestimmtheit aufgedeckte Thatsache, dass der centrale Ausläufer bei den meisten Zellen nicht unbeträchtlich dünner ist, als der peripherische. Diese Beobachtung wurde seitdem von anderen Seiten für die verschiedensten Wirbeltiere bestätigt. Dass es nicht für alle Spinalganglienzellen gilt, dass wir vielmehr auch solche finden mit gleichbreiten Ausläufern, ja auch solche, bei denen der centrale den peripherischen an Kaliber übertrifft, muss ja natürlich erscheinen, wenn wir uns die später ausführlich zu besprechende Thatsache vergegenwärtigen, dass manche von den sensiblen Fasern im Rückenmarke nicht gleich in der Nähe ihrer Eintrittsstelle endigen, sondern weit hinauf ziehen, bis in das verlängerte Mark, also einen recht langen Weg zurücklegen, andererseits die peripherischen Empfindungsfasern auch offenbar nicht alle bis zur

Oberfläche des Körpers, nicht bis zu den Schleimhäuten vordringen, sondern gewiss schon früher in den Geweben selbst endigen, deren aus tagtäglichen Beobachtungen bei Traumen und Operationen sich ergebende Empfindlichkeit bedingend. — Aber ich glaube, am überzeugendsten geht der in Rede stehende Satz aus folgender Beobachtung hervor. Wir haben einen Fall, wo das „Spinalganglion“ ganz bis in die Nähe desjenigen Bezirkes hinausrückt, in dem die aus ihm hervorgehenden peripherischen Fasern ihr Ende erreichen. Dieser Fall liegt bei dem Ganglion spirale cochleae vor. Das Ganglion, das ein typisches Glied der „Cerebrospinalganglien“ darstellt, liegt in der Achse der Schnecke. Von hier aus dringen ihre „peripherischen Ausläufer“ in das gleich daneben befindliche Corti'sche Organ ein, wo sie, wie das wohl zuerst Retzius[1]) nachgewiesen hat, im Kontakt mit den Haarzellen frei endigen; diese Strecke ist ganz kurz, während diejenige, die der centrale Fortsatz zu beschreiben hat, vom Ganglion bis in das verlängerte Mark, um das vielfache länger erscheint. Das Längenverhältnis zwischen den beiden Ausläufern ist also umgekehrt, und damit wird auch, wie ich zeigte[2]), das Breitenverhältnis ein umgekehrtes. Jetzt erscheint der centrale Fortsatz als der dickere, der peripherische als der schwächere.

Die überwiegende Mehrzahl der Axonen umhüllt sich in einiger Entfernung von der Zelle mit einer Markscheide. Die Bildung dieser gehört bekanntlich den späteren Stadien der Entwickelung an. Für die menschlichen Centralorgane haben, wie bekannt, vor allem Flechsig[3]) und seine Schüler die zeitlichen Verhältnisse im Auftreten des Nervenmarkes festgestellt; nicht in allen Teilen der weissen Substanz entwickelt es sich zur gleichen Zeit. Es ist das grosse Verdienst Flechsig's, nachgewiesen zu haben, dass die Markscheiden in den Fasergruppen, die ihrem Ursprunge, ihrem Verlaufe und ihrer Endigung nach zusammengehören, zur gleichen Zeit, in den verschiedenen Systemen aber vielfach in verschiedenen Perioden auftreten. Das schönste Beispiel liefert hierfür die Pyramidenbahn, die sich sowohl beim Menschen (Flechsig), wie auch bei den bisher daraufhin untersuchten Säugern (Lenhossék,

---

[1]) G. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm 1884. Bd. II, p. 362.

[2]) M. v. Lenhossék, Beiträge z. Histologie des Nervensystems und d. Sinnesorgane. Wiesbaden 1894, p. 20.

[3]) P. Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Leipzig 1878.

v. Bechterew) durch späte Entwickelung der Markscheiden auszeichnet. Beim Menschen wissen wir, dass im Rückenmark das Nervenmark sich in der zweiten Hälfte des intrauterinen Lebens entwickelt, im Gehirn spielt sich ein guter Teil des Vorganges erst nach der Geburt ab. Bei der neugeborenen Maus finden wir das Rückenmark noch ganz marklos, erst am dritten Tage treten die ersten Markfasern in der vorderen Kommissur auf. Für die peripherischen Cerebrospinalfasern hat unlängst A. Westphal in einer wertvollen Arbeit [1]) gezeigt, dass auch hier die Myelinbildung in einer relativ späten Phase: erst einige Zeit nach der Geburt vor sich geht.

Die Frage nach dem histogenetischen Bildungsmodus des Myelins ist noch der genauen Erforschung bedürftig. Von vornherein darf man wohl annehmen, dass zwischen centralen und peripherischen Fasern in dieser Beziehung kein prinzipieller Unterschied bestehe. Da aber in den Centralorganen ausser den Blutgefässen kein Bindegewebe enthalten ist, kann die Markscheide nicht auf die Thätigkeit von Bindegewebselementen zurückgeführt werden, wie das von mancher Seite geschieht, sie muss vielmehr ein Produkt des Achsencylinders selbst darstellen, oder exakter, ihre Entwickelung muss in irgend einer Weise an den Achsencylinder geknüpft sein (es wäre ja möglich, dass es sich um eine Ablagerung aus dem Plasma handelt, wofür man den stets scharfen Absatz der Markscheide vom Achsencylinder geltend machen könnte). Diese aprioristische Voraussetzung findet ihre reale Bestätigung in den einschlägigen Beobachtungen v. Kölliker's [2]) am Schwanze von Batrachierlarven. v. Kölliker tritt, hier sowohl wie in einer neueren Mitteilung [3]), mit Bestimmtheit dafür ein, dass das Nervenmark ableitbar ist „von einer Umwandlung der oberflächlichen Lage der Ausläufer der Nervenzellen unter Mitbeteiligung der umgebenden Ernährungsflüssigkeit“. Auch Westphal spricht sich in der oben citierten Arbeit (p. 23), ebenso wie schon früher Vignal, für die Bildung der Markscheide auf Kosten des

[1]) A. Westphal, Die elektrischen Erregbarkeitsverhältnisse des peripherischen Nervensystems des Menschen im jugendlichen Zustand und ihre Beziehungen zu dem anatomischen Bau desselben. Archiv f. Psychiatrie, Bd. XXVI, 1894, p. 1.

[2]) A. Kölliker, Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschrift f. wissenschaft. Zoologie, Bd. XLIII, 1886, p. 1.

[3]) A. Kölliker, Über die Entwickelung der Elemente des Nervensystems, contra Beard und Dohrn. Anat. Anzeiger, Jahrg. 1892 (Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung, 1892, p. 76).

Protoplasmas des Axons aus. Auch die Forscher, die die Bildungsweise des Nervenmarkes bei der Nervenregeneration verfolgt haben (z. B. v. Notthafft, Stroebe), stimmen dieser Anschauung bei.

Während an den Spinalganglienzellen die Markscheide stets unweit vom Zellkörper auftritt, besitzt bei den centralen Nervenzellen der Fortsatz manchmal ein relativ längeres markloses Stück. Obgleich die Golgi'sche Methode die Markscheide nicht färbt, gestattet sie doch oft eine bestimmte Feststellung der Länge dieses nackten Zwischenstückes, dank dem Umstande, dass bei Anwendung der raschen Methode sich an den meisten Zellen, sobald einmal die Markscheiden angelegt sind, der Nervenfortsatz immer nur bis zu der Stelle imprägnieren lässt, wo die Markscheide beginnt. An dem Punkte, wo sie auftaucht, endigt der Fortsatz wie abgeschnitten. An den meisten Präparaten, die ich aus Rückenmark von Kindern, also aus der postembryonalen Periode besitze, lässt sich an keiner einzigen der grösseren Nervenzellen der Nervenfortsatz über diesen Punkt hinaus verfolgen. Ebenso liegt die Sache bei den Purkinje'schen Zellen der Kleinhirnrinde u. s. w. — Es giebt aber Zellgattungen, bei denen der Fortsatz bestimmt zeitlebens einer Markumhüllung entbehrt. Solche sind z. B. die kleinen Körnerzellen der Kleinhirnrinde; die T förmig geteilten Axone dieser Zellen durchsetzen an Golgi'schen Präparaten in dichtem Strome die ganze Molekularlage, ihr ein feingestreiftes Aussehen verleihend, an Weigert'schen Präparaten aber sieht man in der Molekularschichte von diesem Faserreichtum nichts.

Bekanntlich sind auch die Endverästelungen alle frei von Markscheiden; die Fasern, die sich in den Epithelien, an den Muskeln verzweigen, sind zuletzt alle nackte Achsencylinder, und ebenso sind offenbar die feinen Endgebilde marklos, mit denen in den Centralorganen die Nervenfasern der weissen Substanz und ihre Kollateralen auslaufen.

Die Frage, ob den markhaltigen Nervenfasern des Gehirns und Rückenmarkes die gleichen typischen Ranvier'schen Einschnürungen zukommen, wie wir sie an den peripherischen sehen, wie das Tourneux und Le Goff, Schiefferdecker[1]) u. a. behaupten, kann durchaus nicht als spruchreif gelten. v. Kölliker betont mit Recht (Gewebelehre, 6. Aufl., Bd. II, p. 4), dass, wenn

1) P. Schiefferdecker und A. Kossel, Gewebelehre, Bd. II, 1891, p. 190.

solche vorhanden wären, man sie ebenso wie an den gewöhnlichen peripheren Fasern an frischen und an Osmiumpräparaten aus den Centralorganen ohne weiteres sehen müsste, was nicht der Fall ist. Indes kann man sich an Weigert'schen Präparaten stellenweise ganz bestimmt überzeugen, dass auch an den centralen Fasern, namentlich an den stärkeren, kürzere und längere Unterbrechungen der Markscheide nicht fehlen. Ich verweise in dieser Hinsicht z. B. auf die Bilder, die Flechsig[1]) von den Nervenfortsätzen der Pyramidenzellen gab, oder auf die beiden Figuren, die Golgi's Aufsatz „Über den Ursprung des vierten Hirnnerven" (Sammelwerk, p. 261) begleiten. Es wäre ja auch zu verwundern, wenn solche nicht vorhanden wäre, angesichts der zahlreichen Nebenästchen, die manche Axone abgeben; an den Abgangsstellen dieser kann ja das Mark nicht kontinuierlich sein. Aber ich glaube, dass man diese Diskontinuitäten auf keinen Fall mit den peripherischen Ranvier'schen Schnürringen in eine Reihe stellen darf. Denn die Anordnung, das Zustandekommen dieser letzteren steht ohne Frage in einem gewissen Zusammenhang mit der Bildung der Schwann'schen Scheide; man erkennt dies aus dem Umstande, dass die Strecke zwischen zwei Einschnürungen, das sog. interannuläre Segment jeweilen typisch einen einzigen Schwann'schen Kern aufweist. Die Bindegewebszellen, die sich dem peripherischen Achsencylinder während seines Vordringens anlegen und ihn umwachsen, strecken sich Hand in Hand mit der Verlängerung der Faser zu einem membranartigen Gebilde, der Schwann'schen Scheide aus; an der Stelle nun, wo sich die Gebiete zweier solcher Bildungszellen berühren, kommen die Ranvier'schen Einschnürungen zu stande, indem hier die offenbar vom Achsencylinder ausgehende Bildung der Markscheide ganz unterbleibt oder schwächer erfolgt. Im Centralnervensystem aber giebt es keine Bindegewebszellen, eine Schwann'sche Scheide fehlt durchgehends. Was von „Neurilemmakernen" an den centralen Nervenfasern stellenweise erwähnt wird (so z. B. Ranvier, Technisches Lehrbuch, Fig. 359 p. 968), ist auf Neurogliazellen, die der Nervenfaser anliegen, zu beziehen. Wenn aber eine Schwann'sche Scheide fehlt, so können auch die durch ihre Bildung veranlassten typischen Schnürringe nicht vorhanden sein.

Im Jahre 1874 hat Golgi mit Hülfe seiner Methode eine äusserst wichtige Wahrnehmung gemacht. Er hat in der Klein-

---

[1]) P. Flechsig, Über eine neue Färbungsmethode des centralen Nervensystems. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Jahrg. 1889, Physiol. Abt. p. 537.

hirnrinde eine Zellform gefunden, bei der sich der Nervenfortsatz in eigenartiger Weise verhält, indem er sich nicht wie bei den anderen Nervenzellen, nicht, wie es Deiters als allgemein gültige Regel beschrieben hatte, in eine markhaltige Nervenfaser fortsetzt, sondern gleich an der Zelle in viele Äste zerfällt, mit denen er gleich endigt. Dadurch setzt sich diese Zellform in Gegensatz zu den übrigen Nervenzellen, und es erscheint gerechtfertigt, wenn Golgi dem dadurch Ausdruck gab, dass er die Nervenzellen des Gehirns und Rückenmarkes in zwei Typen einteilte:

Typus 1. Der Nervenfortsatz behält seine Individualität bei und setzt sich direkt in eine Nervenfaser der weissen Substanz fort. Es entspricht also dieser Typus der gewöhnlichen Form, wie sie von Deiters der allgemeinen Schilderung der centralen Nervenzelle zu Grunde gelegt wurde. Wir wollen ihn den Deiters-schen Zelltypus nennen.

Typus 2. Der Fortsatz behauptet nicht lange seine Selbständigkeit, sondern fasert sich schon nach kurzem Verlauf noch im Bereich der grauen Substanz in eine mehr oder weniger komplizierte baumförmige Verästelung auf.

Diese Golgi'sche Zellform, wie wir diese neueren Zellen fortan mit v. Kölliker nennen wollen, ist seitdem ein gesicherter Besitz der Wissenschaft geworden. Denn alle Forscher, die seitdem mit der von Golgi inaugurierten Methode verschiedene Teile des centralen Nervensystems untersuchten, fanden sie wieder. Ich nenne Fusari[1]), Martinotti[2]), L. Sala, R. y Cajal, v. Kölliker, Van Gehuchten, Pedro Ramón, Cl. Sala, Calleja, K. Schaffer[3]), Schaper[4]), Retzius[5]), Lenhossék, Azoulay[6]),

---

1) R. Fusari, Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirnes der Teleostier. Internat. Monatsschr. für Anat. und Physiologie. Bd. IV, 1887, p. 275.

2) C. Martinotti, Beitrag zum Studium der Hirnrinde und dem Centralursprung der Nerven. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiologie. Bd. VII, 1890, p. 69.

3) K. Schaffer, Beitrag zur Histologie der Ammonshornformation. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIX, 1892, p. 614.

4) A. Schaper, Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleostier. Anat. Anzeiger. Jahrg. VIII, 1893, p. 705.

5) G. Retzius, Biologische Untersuchungen. Neue Folge III, Stockholm 1892. Die nervösen Elemente der Kleinhirnrinde, p. 17.

6) L. Azoulay, La corne d'Ammon chez l'homme. Société anatomique. Janv. 1894.

Held[1]), Falcone[2]). Das war fürwahr ein fundamentaler Befund, eine wichtige Erweiterung des Deiters'schen Satzes! Allerdings sind diese Golgi'schen Zellen gegenüber dem gewöhnlichen, Deiters'schen Typus in relativ geringer Zahl vorhanden; einer grossen Majorität Deiters'schen Zellen steht eine Minorität Golgi'scher gegenüber, aber sie sind doch gewiss da und bilden, wenn auch schwach an Zahl, eine Opposition gegen die Unmasse der Zellen der anderen Art. Ob diese Opposition wirklich eine so tiefgreifende, eine so prinzipielle ist, wie es auf den ersten Blick den Anschein hat, wollen wir weiter unten genauer untersuchen. Ihre Existenz ist an den verschiedensten Lokalitäten des Nervensystems gesichert, und es ist namentlich das Verdienst Golgi's selbst und R. y Cajal's, sie an mehreren Orten ans Licht gezogen zu haben. Ihr schönster ja klassischer Fundort ist die Kleinhirnrinde. Hier treten uns in den von Golgi[3]) entdeckten, von Cajal[4]), v. Kölliker[5]), Van Gehuchten[6]), Retzius[7]), Schafer (a. a. O.), Azoulay[8]), Falcone (a. a. O.) u. a. wiedergefundenen „grossen Zellen der Körnerschicht" (Fig. 9) die elegantesten Exemplare, mit erstaunlich fein aufgefasertem Nervenfortsatz entgegen. Ein grossartiges Fasergewirr geht aus dem Nervenfortsatz hervor. Eine so komplizierte Verästelung kommt sonst keiner anderen Golgi'schen Zelle zu, die grossen Körnerzellen bilden in dieser Beziehung ein Unikum, zumeist handelt es sich um einfachere Verästelungen, wie eine solche z. B. in der Fig. 10 zur Ansicht gebracht ist. Mit Recht kann der Leser, sofern er solche Zellen in natura noch nicht geprüft hat, beim Lesen dieser Beschreibung fragen: kann man diesen

---

1) H. Held, Die centrale Gehörleitung. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1893, p. 204.

2) C. Falcone, La corteccia del cerveletto. Napoli 1893. Ref. in den Archives italiennes de Biologie, Bd. XX, 1894, p. 275.

3) C. Golgi, Über den Bau der grauen Substanz des Grosshirns. Sammelwerk p. 39 (1874).

4) S. R. y Cajal, Sur l'origine et la direction des prolongations nerveuses de la couche moleculaire du cervelet. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. VI, 1889, p. 158.

5) A. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Erster Beitrag: Das Kleinhirn. Zeitschrift f. wissensch. Zool., Bd. XLIX, 1890, p. 664.

6) A. van Gehuchten, La structure des centres nerveux. La moëlle épinière et le cervelet. La Cellule. Tome VII, 1891, p. 83.

7) G. Retzius, Biolog. Unters. Neue Folge IV, Stockholm, 1892, p. 57.

8) L. Azoulay, Quelques particularitées de la structure du cervelet chez l'enfant. Bullet. Soc. de Biologie, 3 Mars, 1894.

Fortsatz, der sich ebenso wie die Dendriten, in der Nähe seiner Ursprungszellen verästelt, von diesen letzteren bestimmt unterscheiden; handelt es sich hier nicht etwa um Zellen, die überhaupt keinen Nervenfortsatz haben, um Anaxonen? Diese Unterscheidung gelingt nun bei einiger Übung ohne weiteres. Der fragliche Fortsatz weist ein ganz anderes Gepräge auf, als die Dendriten, er ist zart, glatt, gleichmässig. Schon aus der Beobachtung dieser Zellengattung muss man zum Schlusse kommen, dass zwischen Dendriten und Nervenfortsatz doch ein eingreifender, mit der funktionellen Differenz zusammenhängender Unterschied im Bau bestehen müsse, denn wenn das nicht der Fall wäre, so könnte ja die Funktion des Nervenfortsatzes einfach durch einen besonders stark verzweigten Dendriten erfüllt werden. Golgi'sche Zellen sind bis jetzt nachgewiesen: im Rückenmark der Säuger und Vögel (Golgi, Cajal, v. Kölliker, Van Gehuchten, Lenhossék), im Tuberculum acusticum (L. Sala, Held), in der Kleinhirnrinde (Golgi u. v. a.), im Lobus opticus der Vögel (Cajal, Van Gehuchten), in der Grosshirnrinde (Golgi, Martinotti, Cajal), im Ammonshorn und der Fascia dentata (L. Sala, Schaffer, Cajal), im Bulbus olfactorius (Golgi, Van Gehuchten, Cajal). — Cajal rechnet auch die sog. „bipolaren Zellen“ der Netzhaut hierher, eine Auffassung, der ich nicht beipflichten möchte, da mir der ganze Habitus dieser Zellen eher gegen als für ihre Zugehörigkeit zu dieser Zellkategorie zu sprechen scheint, denn, wenn auch der

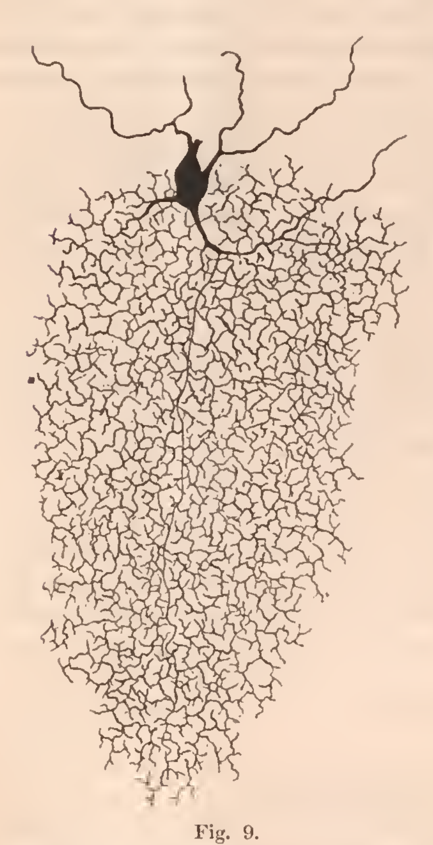


Fig. 9.
Zelle von Golgi'schem Typus aus der Kleinhirnrinde einer jungen Katze nach van Gehuchten (La Cellule 1891, Fig. 33).

als „nervöser Fortsatz“ zu deutende untere Ausläufer schon nach kurzer Strecke in einem pinselförmigen Endbäumchen sein Ende findet, so fehlt ihnen doch das für die Dendraxonen charakteristische Merkmal: die ungezwungene, weit ausgebreitete freie Verästelungsweise des Axons. Ich möchte in diesen Elementen eher Zwischenformen zwischen den fortsatzlosen Sinneszellen und den Inaxonen erblicken, Nervenzellen vom ersten Typus, bei denen der Nervenfortsatz wegen der Nähe der nächstfolgenden Zellenreihe,



Fig. 10.
Zelle von Golgi'schem Typus aus der Körnerschicht der Kleinhirnrinde vom Hund nach Kölliker. (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1890, Fig. 14.)

auf die er einzuwirken hat, kurz ausgefallen ist. Dagegen besitzt die Netzhaut echte Golgi'sche Zellen an den sog. horizontalen (Cajal) oder subepithelialen (Dogiel) Zellen, und zwar stellen einige davon recht charakteristische Exemplare dar (vergl. z. B. Cajal, La rétine des vertébrés, Taf. VII, Fig. 7 und 10).

Aber auch bezüglich des gewöhnlichen Deiters'schen Zelltypus hat Golgi eine wichtige Thatsache ermittelt, wodurch die Deiters-sche Charakteristik ebenfalls eine nicht unwesentliche Modifikation

erleidet. Deiters hatte den Nervenfortsatz als durchaus abgeschlossenes, unverzweigtes Gebilde geschildert. Nun verdanken wir aber Golgi die wichtige Entdeckung, dass dies durchaus nicht immer der Fall ist, indem vielmehr der Nervenfortsatz bei vielen, ja bei den meisten Zellen, gleich von seiner Anfangsstrecke an eine Anzahl zarter, verzweigter Kollateraläste an die graue Substanz abgiebt, die im Niveau einer Unterbrechung der Markscheide von Stelle zu Stelle unter rechtem Winkel entspringen. Golgi hat diese Seitenfäden zuerst an den Pyramidenzellen der Grosshirnrinde, bald darauf an den Purkinje'schen Zellen beschrieben. Seitdem sind solche Kollateraläste an den Axonen der verschiedensten anderen Nervenzellen nachgewiesen worden. Sie sind manchmal überraschend zahlreich und zeigen auch an manchen Zellen in ihrer Verästelungsweise eine grosse Komplikation. Es mögen hier nur einige Beispiele angeführt sein, wo wir diesen Golgi'schen Seitenfibrillen begegnen: an den Axonen der Purkinje'schen Zellen (Fig. 1) (Golgi), an denen der Pyramidenzellen der Grosshirnrinde (Fig. 4) (Golgi), an denen der Mitralzellen des Riechlappens (Pedro Ramón, Van Gehuchten), der Strangzellen des Rückenmarkes (Taf. IV). An den Pyramidenzellen vermochte Flechsig (a. a. O. Archiv f. Anat. u. Phys. 1889) durch Kombination der Golgi'schen Behandlung mit Branca'scher Rotholzfärbung nachzuweisen, dass die in Rede stehenden Seitenreiser, so zart sie auch sind, nicht einer dünnen Markhülle entbehren. Nicht so ganz konstant als den genannten Zellsorten, namentlich nicht bei allen Vertebratenklassen, scheinen solche Golgi'sche Seitenfibrillen den Nervenfortsätzen der motorischen Vorderhornzellen zuzukommen. Dass sie bei Säugern oft vorkommen, ja vielleicht als regelmässige Erscheinung, davon vermochte ich mich am Rückenmark menschlicher Föten und verschiedener Säuger zu überzeugen.

Aber nicht nur in seinem Anfangsstück, auch in seinem weiteren Verlaufe, da wo er schon als richtige, mit einer Markscheide versehene Nervenfaser in der weissen Substanz hinzieht, lässt der Nervenfortsatz vielfach Nebenästchen aus sich hervorgehen. Diese zeigen dann gewöhnlich ein viel regelmässigeres Verhalten, als jene ersten Fibrillen, entspringen in der Regel mit einer kleinen Verdickung unter rechtem Winkel von der geradlinig hinziehenden Nervenfaser, dringen in mehr oder weniger gestrecktem Verlauf in die graue Substanz ein, wo sie sich dann in mannigfaltiger Weise in Endbäumchen auflösen, und dabei die Zellen, auf die sie einzuwirken haben, umflechten. Diese Äste bezeichnet man dann

mit einem besonderen Namen als Kollateralen oder Paraxonen (Paraneuriten), aber sie unterscheiden sich in morphologischer Hinsicht nicht prinzipiell von den oben beschriebenen Seitenfibrillen; ob dem auch in funktioneller Beziehung so sei, soll an einer späteren Stelle beleuchtet werden. Diese Kollateralen hat Golgi entdeckt, aber erst Cajal hat ihr Verhalten an den verschiedenen Lokalitäten des Nervensystems mit entsprechender Genauigkeit dargestellt. Retzius fasst alle diese Bildungen, die Golgi'schen Seitenäste wie die Kollateralen, als Cylindrodendriten zusammen im Gegensatz zu den gewöhnlichen, vom Zellkörper entspringenden Cytodendriten, eine Ausdrucksweise, die mir mehr nur für die — weiter unten zu besprechenden — Nervenzellen der wirbellosen Tiere angemessen zu sein scheint. Denn die Kollateraläste des Nervenfortsatzes zeigen bei Wirbeltieren ein ganz anderes Gepräge als die Dendriten, sie lassen sich offenbar mit diesen nicht in eine Reihe stellen. Sie dokumentieren sich durch ihre glatte, zarte Beschaffenheit als richtige Teile des Achsencylinderfortsatzes; auch kommt ihnen eine gerade entgegengesetzte Funktion zu.

Eine zweite sehr wichtige Eigenschaft, wodurch der Nervenfortsatz von dem Deiters'schen Schema abweichen kann, besteht darin, dass er manchmal schon unweit von der Zelle sich in zwei Schenkel teilt, wovon keiner etwa als Nebenast des anderen aufzufassen ist, sondern ein jeder durchaus den Charakter eines richtigen Achsencylinderfortsatzes trägt (Schizaxonen). Auch hier ist das Recht der Priorität, soweit es sich um die erste Erwähnung handelt, Golgi zuzuerkennen. Aus einer Stelle seiner im Jahre 1882 erschienenen Arbeit: „Considerazioni anatomiche sulla doctrina dei localisazioni cerebrali“ [1]) geht es unzweifelhaft hervor, dass ihm dieses Verhalten bekannt war. Die betreffende Stelle lautet folgendermassen: „In dem Rückenmarke ist es leicht, Nervenzellen der einen oder anderen Zone der grauen Substanz zu finden (Vorder- und Hinterhörner), welche sich durch Vermittelung des nach verschiedenen Richtungen laufenden . . . nervösen Fortsatzes mit den verschiedenen Marksträngen in Verbindung setzen; wir begreifen unter dieser Kategorie auch die Ganglienzellen, welche zu gleicher Zeit mit den seitlichen und hinteren

[1]) Gazetta degli Ospitali, Anno III, 1882, Nr. 62 squ. — S. auch Considérations anatomiques sur la doctrine des localisations cérébrales. Archives italiennes de Biologie. T. II, 1882. — Vergl. Sammelwerk, p. 196.

Strängen in Verbindung stehen." Es ist nicht leicht erklärlich, warum sich Golgi bei einem so wichtigen Sachverhalt mit diesem einzigen, etwas unklaren und von keiner Abbildung illustrierten Satze begnügte. — R. y Cajal[1]) gebührt das Verdienst, das wichtige Strukturverhältnis zuerst ausführlich beschrieben und vor allem auch bildlich dargestellt zu haben. Cajal hat am Rückenmarke des Hühnchens gezeigt, dass der Nervenfortsatz der „Strangzellen", also typischer Deiters'scher Zellformen, sehr oft, bevor er noch die weisse Substanz erreicht, sich in zwei oder gelegentlich drei gleichstarke, offenbar gleicherweise markhaltige Äste spalten kann, die in etwas divergierendem Verlauf die weisse Substanz erreichen, um als Längsfasern zu deren Bestandteilen zu werden. Die Teilungsäste können entweder in denselben Strang eintreten, oder es kann ihre Divergenz so stark sein, dass der eine Ast z. B. in den Vorderstrang, der andere in den Seitenstrang übergeht, ja der eine Ast auf der Seite des Ursprunges verbleibt, der andere durch die vordere Kommissur hindurch auf die gekreuzte Seite hinübertritt (Plurifuniculare Zellen)[2]). v. Kölliker hat Cajal's Beobachtung für Säuger, ich selbst habe sie in der I. Auflage dieses Buches für den Menschen konstatiert.

Viel häufiger als noch innerhalb der grauen Substanz, scheint die Bifurkation der Strangzellenaxonen an der Stelle vor sich zu gehen, wo die Faser gerade in die weisse Substanz eintaucht, wobei dann die Teilungsäste entweder parallel in einer Richtung weiterziehen oder aber in entgegengesetztem Laufe, der eine cerebralwärts, der andere kaudalwärts. Bei dem Hühnchen soll nach Cajal die Mehrzahl der Strangzellen- und Kommissurenzellenaxonen bei ihrem Eintritte in die weisse Substanz einer solchen Teilung unterliegen. Die beistehende Figur (Fig. 11), nach einer Zeichnung Cajal's, illustriert die dargelegten Verhältnisse, wobei allerdings zu bemerken ist, dass die Aufgabelung der Strangzellenaxonen in der grauen Substanz doch nicht so häufig vorzukommen scheint, als es nach dieser Figur den Anschein haben könnte, indem darin

---

[1]) S. R. y Cajal, Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. Anat. Anzeiger, Jahrg. V, 1890, p. 85.

[2]) Cajal nennt solche Zellen „pluricordonale" Strangzellen (siehe z. B. Les nouvelles idées sur la structure du Système Nerveux, Paris 1894, p. 15). „Cordon" ist aber, wenn es auch etymologisch auf corda zurückzuführen ist, in dieser Form und namentlich in der Bedeutung eines Stranges durchaus ein romanisches Wort, daher es in lateinischen Zusammensetzungen ebensowenig anwendbar ist, wie etwa das deutsche Wort „Strang".

offenbar aus verschiedenen Präparaten solche Fälle zusammengetragen sind. — Es können also im Rückenmarke zwei oder mehr markhaltige Fasern das Produkt einer einzigen Zelle sein, allerdings nicht direkt, sondern durch baldige Teilung des stets in der Einzahl entspringenden Nervenfortsatzes.

Aber es hat sich herausgestellt, dass diese Gabelung des Nervenfortsatzes nicht nur im Rückenmarke vorkommt, sondern eine weitverbreitete Erscheinung im ganzen Central-

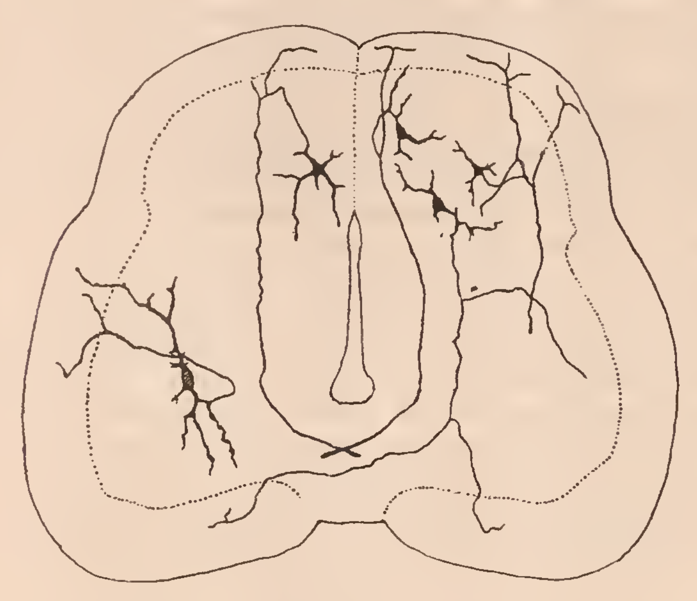


Fig. 11.

Querschnitt des Rückenmarkes eines 8tägigen Hühnerembryos nach R y Cajal. (Anat. Anzeiger, Jahrg. V, 1890, p. 35.). Strangzellen und Kommissurenzellen mit T-förmig geteiltem Nerveufortsatz. In der vorderen Kommissur zwei im Wachstum begriffene Fasern mit Wachstumskeule.

nervensystem darstellt. In der Klein- und Grosshirnrinde, im Lobus olfactorius und im Ammonshorn u. s. w. sind derartige Teilungen nachgewiesen, und man darf wohl als allgemein gültigen Satz aufstellen, dass die Nervenfasern der weissen Substanz die Nervenzellen der grauen an Zahl beträchtlich übertreffen, wenn das numerische Übergewicht der erstern auch etwas verringert wird durch den Umstand, dass andererseits auch die graue Substanz wieder viele Zellen beherbergt, die ihren Nerven-

fortsatz nicht in die Markmasse eintreten, sondern noch in ihrem eigenen Gebiet endigen lassen.

Es liegt auf der Hand, dass diese Teilungen darauf hinzielen, den Einfluss je einer einzigen Zelle auf ein grösseres Gebiet zu sichern. Ein schönes Beispiel für den Nachweis dieser Bestimmung stellt die von Nansen und Cajal entdeckte Y-förmige Bifurkation dar, die der centrale Ausläufer der Spinalganglienzelle, in den Hintersträngen des Rückenmarkes angekommen, zeigt. Sie dient handgreiflich dem Zwecke, sowohl das über wie das unter der Eintrittsstelle der Hinterwurzelfaser gelegene Gebiet des Rückenmarkes in den Wirkungskreis derselben Spinalganglienzelle einzubeziehen.

Hätte sich nun Golgi in seinen Ausführungen[1]) auf die mitgeteilten Thatsachen beschränkt, so wären wir in der erfreulichen Lage, ihm auch heute in allen Punkten vollkommen zustimmen zu können. Golgi hat indes seine so fundamentalen thatsächlichen Angaben mit Hypothesen, teils anatomischer, teils physiologischer Natur verflochten, in denen wir ihm nach unseren neueren Erfahrungen unmöglich folgen können, und die ausser bei seinen Schülern bei keinem anderen Forscher ganz Anklang gefunden haben. Ich glaube mich nicht zu täuschen, wenn ich die Erscheinung, dass der grosse sachliche Gewinn, der der Histologie durch Golgi's wichtige positive Befunde erwachsen ist, so lange nicht zur Geltung gelangen konnte, auf diese Vermischung von Hypothetischem und Realem zurückführe.

Zunächst will Golgi zwischen den beiden von ihm aufgestellten Zellkategorien einen durchgreifenden funktio-

[1]) Golgi hat, wie schon erwähnt, kürzlich seine sämtlichen, aufs Nervensystem bezüglichen Arbeiten in deutscher Übersetzung unter dem Titel „Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripherischen Nervensystems. Jena 1894“, herausgegeben. Für die Kenntnis von Golgi's prinzipiellem Standpunkt sind in dem Bande namentlich folgende Arbeiten wichtig: II. Über den Bau der grauen Substanz des Grosshirns (1874). — III. Über die feinere Anatomie des menschlichen Kleinhirns (1874). — IV. Über den feineren Bau der Bulbi olfactorii (1875). — VIII. Über die feinere Anatomie der Centralorgane des Nervensystems (1885/6). — IX. Anatomische Betrachtungen über die Lehre von den Hirnlokalisationen (1882). — XI. Über den feineren Bau des Rückenmarkes (1890). — XII. Über den centralen Ursprung der Nerven (1880). — XIII. Das diffuse, nervöse Netz der Centralorgane des Nervensystems (1891). — Vergl. ausserdem die von Golgi verfassten Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie des Nervensystems in Bd. I (1892) und II (1893) der Merkel-Bonnet'schen „Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte.“

nellen Unterschied statuieren. „Da der erste dieser Zelltypen vorwiegend im Verbreitungsgebiet der vorderen Wurzeln zu finden ist, während der zweite vorwiegend im Verbreitungsgebiet der hinteren Wurzeln (den Hinterhörnern im allgemeinen, und spezieller der Rolando'schen gelatinösen Substanz), so stellt sich von selbst die Vermutung ein, dass die Zellen des ersten Typus von motorischer, diejenigen des zweiten Typus dagegen sensibler Natur seien."

Also weil sich die mit gleich an der Zelle verästeltem Axon versehenen Zellen im Rückenmarke besonders im Hinterhorn finden, sind sie sensibel! Aber dann müssten ja in allen denjenigen Gebieten, wo sich die sensibeln Wurzeln und ihre Kollateralen ausbreiten — und dieses Gebiet umfasst, wie wir sehen werden, die gesamte graue Substanz des Rückenmarkes — Zellen finden, die diesem Typus angehören. Golgi scheint auch ursprünglich dieser Ansicht gewesen zu sein, seitdem hat es sich aber durch Cajal's, v. Kölliker's, Van Gehuchten's und des Verfassers Untersuchungen herausgestellt, dass diese Zellen im Rückenmarke nicht vorwiegend, sondern ausschliesslich in den Hinterhörnern vorkommen, aber auch da durchaus nicht die einzigen Elemente darstellen, ja auch nicht einmal so besonders zahlreich sind. Die überwiegende Mehrzahl der Nervenzellen gehören vielmehr auch in den Hinterhörnern dem Deiters'schen Typus an. Damit wird natürlich auch das einzige, schon an sich schwache Motiv hinfällig, dieser Zellform einen sensibeln Charakter zuzuschreiben. Alle ausgesprochenen sensibeln Endkerne des verlängerten Markes, die Akustikuskerne, der sensible Trigeminuskern u. s. w., desgleichen so exquisit sensible Apparate wie der Lobus olfactorius, die Vierhügel, müssten nur aus solchen Zellen zusammengesetzt sein. Dem ist aber nicht so, sie bestehen hauptsächlich aus Deiters'schen Zellformen; hat dies doch z. B. für die Akustikuskerne gerade L. Sala[1]), ein Schüler Golgi's, gezeigt. Die Kerne der Hinterstränge (Nucl. funiculi gracilis und cuneati), jene exquisiten Endigungsgebiete der sensibeln Hinterstrangfasern, dürften nur solche Elemente in sich begreifen, was wiederum nicht der Fall ist (v. Kölliker[2])). Auf der anderen Seite wieder gilt das Kleinhirn als ein motorischer Hirnteil κατ' ἐξοχήν, und doch hat Golgi in dessen Rinde die schönsten Vertreter des „sensibeln"

---

[1]) L. Sala, Sull' origine del Nervo Acustico. Monit. Zool. Italiano, A. II, 1891, Nr. 11.

[2]) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., Bd. II, 1893, p. 229.

Zelltypus nachgewiesen. Bekanntlich stellen die Zellen der „Ganglienzellenschicht“ der Netzhaut typische Deiters'sche Formen dar. In dem Umstande, dass der Fortsatz der Golgi'schen Zellen sich so rasch verästelt, kann man an sich auch bei sorgfältigster Überlegung nichts finden, was für eine speziell sensible Bestimmung spräche. Mit einem Worte: die Hypothese kann nicht Anspruch auf Wahrscheinlichkeit erheben. Ob bei den Golgi'schen Zellen die Thätigkeit in der motorischen oder sensibeln Sphäre liegt, kann niemand sagen. Man kann aus ihrer histologischen Beschaffenheit mit Cajal höchstens soviel folgern, dass sie vermöge ihres kurzen aber reich verästelten Fortsatzes auf die in ihrer unmittelbaren Umgebung befindlichen Elemente einzuwirken bestimmt sind, dass ihre Aufgabe darin liegt, zwischen den um sie herum liegenden Zellen funktionelle Beziehungen herzustellen. Es handelt sich also um „Associationszellen“. Schäfer nennt sie „intermediäre Zellen“.

Aber diese Hypothese Golgi's tritt an Tragweite zurück gegenüber der zweiten, die geradezu die Grundlage der Theorie darstellt, die sich Golgi von dem inneren Zusammenhang des centralen Nervenapparates gebildet hat. Während Golgi auf der einen Seite anastomotische Verbindungen der Dendriten untereinander und damit einen netzförmigen Zusammenhang der Zellen unter sich im Sinne Gerlach's, leugnet, kommt er auf der anderen Seite doch wieder dazu, etwas Ähnliches aufzustellen, indem er die feinen Verästelungen des Nervenfortsatzes bei Typus II schliesslich in ein dichtes „allgemeines“ nervöses Netzwerk eintreten lässt, das sich „durch die ganze graue Substanz des Rückenmarkes, sowie des verlängerten Markes hindurch in das feine Netzwerk fortsetzt, das in gleicher Weise in sämtlichen Schichten der grauen Substanz des Gehirns existiert.“ Dieses kontinuierliche Netzwerk soll ausserdem noch anderweitige Elemente als Wurzeln in sich aufnehmen und zwar die vorhin erwähnten Kollateralästchen des Typus I, für die Golgi ebenfalls keine freie Endigung zugiebt, ferner die Endbäumchen der sensibeln Fasern und schliesslich die gleichfalls kompliziert verzweigten Endigungen der aus den Längsfasern der grauen Substanz teils als deren direkte Einbiegungen, teils als ihre Seitenzweige (Kollateralen) hervorgehenden Nervenfasern.

Wie man sieht, gelangt Golgi zu Anschauungen, die denjenigen Gerlach's prinzipiell sehr nahe kommen. Bei beiden begegnen wir der Vorstellung eines zusammenhängenden, sich über die ganze

graue Substanz ausdehnenden, wahren nervösen Retikulums, in das auf der einen Seite verästelte Ausbreitungen der Nervenzellen einmünden und aus dem auf der anderen Seite durch Vereinigung feiner Fibrillen sensible Nervenfasern hervorgehen. Angesichts dieser fundamentalen Übereinstimmung erscheint der Unterschied, dass Gerlach dieses Netz aus den protoplasmatischen Ausläufern, Golgi aus den Verzweigungen des Nervenfortsatzes ableitet, wie sehr sich auch Golgi gegen eine Parallele mit Gerlach sträubt, geradezu von untergeordneter Bedeutung; denn hier wie dort ist die Kontinuität der Substanz der Nervenelemente miteinander das herrschende Prinzip.

Als Vorkämpfer unserer modernen Ideen, im weiteren Sinne als Begründer der neuen Anschauungen, darf His bezeichnet werden. Ohne auf Golgi's Arbeiten besonders Rücksicht zu nehmen, hat His auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Studien seit dem Jahre 1883 die Unabhängigkeit der centralen Nervenzellen voneinander, die freie Endigung der sensibeln Fasern im Marke, Thatsachen, die die Grundpfeiler unserer heutigen Anschauung bilden, konsequent vertreten.

Die ersten Bedenken direkt an Golgi's Adresse, speziell gegen die Annahme eines „allgemeinen Nervennetzes" sind von Forel[1]) ausgegangen. Es ist überraschend, mit welchem Scharfblick Forel, allerdings schon auf dem Boden der His'schen Vorarbeiten stehend, mehr auf Grund pathologischer Erfahrungen und theoretischer Erwägungen als auf umfassende histologische Studien hin, aus Golgi's Lehre das Wertvolle, Dauernde herauszufinden, das Unrichtige als solches auszuschalten verstand. Wir begegnen im kurzen Aufsatz Forel's zuerst den Umrissen der Auffassung, die wir heute als die herrschende bezeichnen dürfen. Speziell gelangte hier zum ersten Male das Prinzip des Kontaktes gegenüber der Annahme kontinuierlicher netzartiger Verbindungen zur vollen Geltung.

Aber bei beiden Forschern handelte es sich im wesentlichen nur um Schlüsse auf anatomische Verhältnisse aus Erfahrungen, die auf einem anderen Wege, als auf dem der direkten histologischen Beobachtung des entwickelten Nervensystems gewonnen worden sind, bei Forel um Schlussfolgerungen aus den Guddenschen Experimenten, bei His um solche aus den histogenetischen

[1]) A. Forel, Einige hirnanatomische Betrachtungen und Ergebnisse. Archiv f. Psychiatrie und Nervenkrankheiten. Bd. 18, 1887, p. 162.

Vorgängen am Nervensystem von Embryonen. Um der Forel-His'schen Lehre den vollen Sieg zu verschaffen, fehlte noch der eigentliche histologische Nachweis an den Centralorganen völlig entwickelter oder der Vollendung nahestehender Geschöpfe.

Diesen Nachweis hat Ramón y Cajal erbracht und sich dadurch ein unvergängliches Verdienst erworben. Erst durch die umfassenden und genauen Untersuchungen[1]) dieses Forschers, dem

---

[1]) Santiago Ramón y Cajal: Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. Anat. Anz. Jahrg. V, 180, p. 111. — Sur l'origine et la direction des prolongations nerveuses de la couche moléculaire du cervelet. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. VI, 1889 p. 158. — Sur les fibres nerveuses de la couche granuleuse du cervelet et sur l'évolution des éléments cérébelleux. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. VII, 1890, p. 12. — A propos de certains éléments bipolaires du cervelet avec quelques détails nouveaux sur l'évolution des fibres cérébelleuses. Internat. Monatsschr., Bd. VII, 1890, p. 447. — Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. Anat. Anz., Jahrg. V, 1890, p. 85. — A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet? Anat. Anz., Jahrg. V, 1890, p. 609. — Réponse à Mr. Golgi à propos des fibrilles collatérales do la moëlle épinière, et de la structure générale de la substance grise. Anat. Anz., Jahrg. V, 1890, p. 579. — Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des insectes. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. VII, 1890, p. 336. — Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La cellule T. VII, 1891, p. 125. — Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. VIII, 1891, p. 337. — Beiträge zur feineren Anatomie des grossen Hirns. I. Über die feinere Struktur des Ammonshornes. II. Über den Bau der Rinde des unteren Hinterhauptslappens der kleinen Säugetiere. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LVI, 1893. — Die Retina der Wirbeltiere. Übersetzt von R. Greff. Wiesbaden, Bergmanns Verlag, 1894 (das Original erschien in der Zeitschrift La Cellule, 1893, p. 121). Von den in spanischer Sprache veröffentlichten Mitteilungen Cajals sind bisher in französischer oder deutscher Sprache nicht erschienen: Conexión general de los elementos nerviosos. La medicina práctica 1889. — Nuevas aplicaciones del método de coloración de Golgi. Barcelona, Balmas Planas, 1889. — Trabajos del laboratorio anatómico de la facultad de medicina. 1. Nuevos observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. 2. Sobre la terminación de los nervios y tráqueos en los músculos de las alas de los insectos. Barcelona 1890. — Origen y terminación de las fibras nerviosos olfatorias. Gazeta sanitaria, diciembre 1890. — Pequeñas comunicaciones anatómicas. Barcelona 1890. — Sobre el papel desempeñado per los expansiones protoplasmáticas y nerviosos de las células centrales. Memoria leída el 20 de julio en el Congreso Médico de Valencia, 1891. Revista de ciencias médicas de Barcelona, 1891. — Sobre la existencia de bifurcaciones y colaterales en los nervios sensitivos craneales y substancia blanca del cerebro. Gazeta sanitaria, 10. Abril 1891. — Terminaciones nerviosos en

sich bald auch unser unermüdlicher Meister v. Kölliker[1]) anschloss, wurde der Schleier in ausgiebiger Weise gelüftet. Golgi's Angaben erfuhren durch die Ermittelungen dieser Forscher teils Bestätigung, teils aber, und zwar gerade in Punkten von fundamentaler Bedeutung, Berichtigung. Nun erst, mit Cajal's Auftreten, kam Licht, Leben und Bewegung in dieses Forschungsgebiet. An Stelle des gekünstelten Golgi'schen Schemas trat jetzt ein klares, leicht fassbares Bild. Die Verhältnisse liegen viel einfacher, als sie sich der berühmte italienische Forscher vorgestellt hatte. Überall, wo Golgi Netze vermutet hat, ergaben sich freie Endigungen. Wo immer nur Golgi'sche Zellen („Dendraxonen") zur Beobachtung gelangten, allenthalben, im Rückenmark, in der Rinde des Grosshirns und des Kleinhirns u. s. w., zeigte es sich mit aller Bestimmtheit, dass die feinen Endreiserchen, in die der Fortsatz büschelartig zerfällt, samt und sonders

---

el corazon. Gazeta Sanitaria 1891. — Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. Barcelona 1891. Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamíferos. Gaceta Sanitaria. Barcelona 1891, p. 16. — Terminición de los nervios y tubos glandulares del páncreas de los vertebrados. Barcelona, 1891. — El plexo de Auerbach de los batracios. Barcelona, 1892. — Los ganglios y plexos nerviosos del intestino de los mamíferos. Madrid, 1893. — Hieran schliessen sich die Arbeiten Pedro Ramóns, eines Bruders von S. R. y Cajal: Las fibras colaterales de la substancia blanca en la médula de las larvas de batracio. — Estructura del cerebelo de los peces. — Estructura de los bulbos olfatorios de los aves. — Sobre los terminaciones de los nervios opticos en los mamíferos. Sämtliche in der Gaceta sanitaria Municipal, Barcelona. Ano III, 1890. — Ferner: Investigaciones de histologia comparada en los centros ópticos de los vertebrados. Tésis del doctorado. Madrid 1890. — El encéfalo de los reptiles, Barcelona, 1891. Vergl. ferner die bemerkenswerten Arbeiten zweier Schüler Cajal's: Cl. Sala y Pons, Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona 1892. — La corteza cerebral de los aves. Madrid 1893. — La neuroglia de los Vertebrados. Barcelona 1894. — C. Calleja, La region olfatoria del cerebro. Madrid 1893.

[1]) A. von Kölliker, Die Untersuchungen von Golgi über den feineren Bau des centralen Nervensystems. Anat. Anzeiger, Bd. II, 1887, p. 480. — Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Erster Beitrag: Das Kleinbirn. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 49, 1890, p. 663. — Zweiter Beitrag: Das Rückenmark. Daselbst, Bd. 51, 1890, p. 1. — Der feinere Bau des verlängerten Markes, Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz., Jahrg. VI., 1891, p. 427. — Eröffnungsrede auf der 5. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft (München, 1891). Anat. Anz. 1891. — Über den feineren Bau des Bulbus olfactorius. Sitzungsber. d. Würzburger Physik.-med. Gesellsch. 19. Dez. 1891. — Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. umgearb. Aufl., Bd. II, erste Hälfte, Leipzig 1893.

mit freien Spitzen auslaufen: von einer Einmündung derselben in ein Netzwerk, wie sie Golgi vertrat, kann keine Rede sein. Die feinen baumförmigen Verästelungen, in die sich die aus der weissen Substanz in die graue eintauchenden Fasern aufzweigen, und die teils den Endbäumchen der Strangfasern, teils auch den Arborisationen ihrer Kollateralen entsprechen: sie alle endigen mit freien Spitzen. Dieser Nachweis lässt sich mit voller Sicherheit erbringen, zumal wenn man sich zur Untersuchung der Centralorgane von Embryonen und jungen Geschöpfen bedient. Allen Fasern im Centralnervensystem ist das gleiche Schicksal beschieden: eine Aufzweigung in sehr feine Endreiserchen, wobei aber jede Faser ihre Selbständigkeit bewahrt, keines der Endästchen sich mit einem anderen Fasergebilde verbindet. Nur in sehr seltenen Fällen, wie z. B. bei den Parallelfasern der Kleinhirnrinde, erscheint statt des Endbäumchens eine einfachere freie Endspitze. — Es handelt sich bei diesen Endbüscheln im Grunde genommen um die gleichen Endbäumchen, wie sie als Terminalverästelungen der motorischen Fasern an den Muskeln, der sensibeln Fasern in der Hornhaut u. s. w. seit geraumer Zeit bekannt sind. Für diese Verästelungen hat man seit jeher eine freie Endigung zugegeben. Nun erst wurde aber die fundamentale Thatsache klar, dass in der peripherischen Arborisation und in den centralen Endbäumchen die gleichen Dinge vorliegen; hier wie dort handelt es sich um die Endverästelung eines Axons oder seiner Nebenäste.

Mit der Erkenntnis, dass die Axonen aller Nervenzellen in sich abgeschlossene Bildungen sind, hat die Unterscheidung der beiden Zellkategorien ihre prinzipielle Färbung bis zu einem gewissen Grade eingebüsst. Denn die Differenz läuft im Lichte dieser Erkenntnis im wesentlichen darauf hinaus, dass im einen Falle jene Endverästelung erst in grosser Entfernung von der Zelle, nach langem Verlauf des Fortsatzes erfolgt, im anderen hingegen in unmittelbare Nähe der Zelle gerückt ist. Dies ist der wesentliche Unterschied zwischen beiden; die eine Gattung umfasst Zellen mit langem, die andere Zellen mit kurzem Nervenfortsatz (Cajal, Kölliker). Im einen Falle haben wir einen typischen Inaxon (ἴς — Faser), einen Nervenfortsatz, der eine kürzere oder längere Strecke als richtige Nervenfaser zurücklegt, im anderen einen Dendraxon, einen Axon, der von vornherein die Tendenz einer allseitigen Aufzweigung zeigt und sich darin auch bald erschöpft. Noch weiter abgeschwächt wird

die Tragweite jener Unterscheidung durch den Umstand, dass man zwischen den beiden Formen zahlreiche Übergänge, Zwischenformen findet. So begegnet man namentlich in der Grosshirnrinde, im Lobus olfactorius, im Ammonshorn, im Rückenmark (Golgi'sche Kommissurenzellen" Lenhossék), in der Retina (bipolare Zellen) Formen, wo in der That die Entscheidung, ob man sie dem einen oder dem anderen Zelltypus zuteilen soll, Schwierigkeit bereitet, indem der Fortsatz bald nur ein relativ kurzes, unverzweigtes Stück besitzt, und schon nach einigem Verlauf in derselben Querschnittsebene ein verzweigtes Ende erreicht, bald wieder eine so enorme Entwickelung und so reichliche Verästelung seiner Nebenäste aufweist, dass man in Schwanken gerät, ob man das vorliegende Exemplar als einen Inaxon oder einen Dendraxon auffassen soll. Eines ist allerdings zu bemerken; bei den Inaxonen, mag ihr ungeteiltes Stück noch so kurz sein, liegt immer ein typisches „Endbäumchen" vor, während bei den richtigen Golgischen Zellen die Verästelung stets einen anderen, viel freieren, sich durch seine Schrankenlosigkeit charakterisierenden Habitus aufweist.

Hier mag die Bemerkung eingeschaltet werden, dass nach Retzius[1]) auch die von Cajal entdeckten in der oberflächlichsten Lage der Hirnrinde gelegenen Zellen, die mehrere Nervenfortsätze zu besitzen scheinen (die einzigen Exemplare dieser Art im Centralnervensystem), eigentlich auch nur als eine Modifikation des Golgi'schen Typus aufzufassen sind, als eine Zellform, bei der man sich die erste Teilungsstelle des Axons so weit gegen die Zelle hin gerückt denken kann, dass ein gemeinsamer Stamm gar nicht mehr besteht, sondern die Äste von vornherein getrennt von der Zelle entspringen.

Indem nun sowohl für die protoplasmatischen Ausläufer der Nervenzellen, wie auch für die verästelten Nervenfortsätze des Golgi'schen Zelltypus, für die Golgi'schen Nebenästchen und Kollateralen des Achsencylinders, für die aus der weissen Substanz in die graue eindringenden und sich darin zu einer Endarborisation ausbreitenden Strangfasern, für alle Fasersysteme also, die teils Gerlach, teils Golgi als Wurzeln des von ihnen angenommenen Netzwerkes in Anspruch genommen hatten, die selbständige Endigung mit Bestimmtheit aufgedeckt werden konnte, wurde der An-

---

[1]) G. Retzius, Die Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde beim Menschen und bei Säugetieren. Biolog. Untersuchungen. N. F. V, 1893, p. 8.

nahme eines wirklichen Netzwerkes in der grauen Substanz, wie sie jene Forscher aufgestellt hatten, der Boden völlig entzogen. Hier ist der Punkt, wo uns die neuen Erfahrungen die wichtigsten Aufklärungen brachten. Es mag hier bemerkt werden, dass Golgi selbst in dieser Frage nie jene Klarheit und Entschiedenheit an den Tag legte, die das Kennzeichen einer festen Überzeugung ist. In seinem Hauptwerke lässt Golgi in dieser Beziehung noch grosse Zurückhaltung walten, ja er entscheidet sich mehr nur vermutungsweise für eine geschlossene Verbindung. Es seien Golgi's Worte selbst angeführt; Golgi beschreibt die feinen Verästelungen der Seitenfibrillen des Axons der Pyramidenzellen und fährt dann fort: „Che dalle innumerevoli suddivisioni risulti una rete nello stretto senso della parola, e non un semplice intreccio, è cosa assai probabile; si sarebbe anzi portati ad admetterlo doppo l'esame di alcuni miei preparati; però, che ciò sia veramente, lo stesso fatto dell' estrema complicazione dell' intreccio non permette di assicurarlo“ (Hauptwerk p. 31, deutsche Gesamtausgabe p. 95). Indessen bediente sich Golgi in der Folge des Ausdruckes „Netzwerk“ mit solcher Bestimmtheit und Konsequenz und wurde namentlich von seinen Schülern jene Doktrin so scharf durchgeführt, dass es durchaus als natürlich und begründet erscheinen muss, wenn er jetzt als Vertreter einer Anschauung gilt, deren bestimmte Fassung vielleicht nicht in seiner ursprünglichen Absicht lag. Am wenigsten präzis ist Golgi's Äusserung in dieser Frage in einem vor einigen Jahren erschienenen speziell dieser Angelegenheit gewidmeten Aufsatz[1]): hier giebt Golgi nun endlich bestimmt an, sich durch neuere Untersuchungen überzeugt zu haben, dass es sich nicht um ein Scheinnetz, sondern um eine wahre Verbindung der Fasern untereinander mit echten geschlossenen Maschen (vere maglie chiuse) handle. Aber gleich darauf folgt der Satz, dass er trotzdem an seiner früheren Reserve festhalten zu müssen glaube. Wozu aber die Zurückhaltung, wenn er die Verbindung wirklich gesehen hat?

Man muss sich in der That fragen, wieso ein in der Technik seiner Methode so unübertrefflich bewanderter und als Beobachter so hochstehender Forscher, wie Golgi, einem solchen Irrtume huldigen konnte und kann. Ich glaube die Erklärung hierfür darin zu finden, dass Golgi's Ausgangspunkt bei dem Studium

[1]) C. Golgi, Le réseaux nerveux diffus des centres du système nerveux. Archives italiennes de Biologie. Tome XV, 1891, p. 434. — Vergl. Sammelwerk, p. 245. „Das diffuse nervöse Netz der Centralorgane des Nervensystems.

dieser Frage nicht der richtige war. Golgi hat diese Frage von Anfang an offenbar an „ganz gelungenen" Präparaten, d. h. an solchen, an denen sich das „Nervennetz" in dichter Fülle imprägniert hat, zu ermitteln gesucht, sein Bestreben war, auf analytischem Wege, durch sehr genaue Untersuchung des Fasergewirrs, das Problem, ob hier ein kontinuierliches Netz oder nur ein Scheinnetz, ein Geflecht vorliege, zu lösen. Dies ist unserer Ansicht nach nicht der richtige Angriffspunkt. Die Golgi'sche Methode ist in diesem Sinne unbrauchbar. Sie liefert nur, wie öfters betont, Silhouetten und täuscht an den Kreuzungspunkten Verbindungen vor. Jede Stelle, wo Fäserchen übereinander weglaufen, zeigt eigentlich das Bild eines Netzes. Noch in seiner letzten sich mit diesem Gegenstand befassenden Arbeit bemüht sich Golgi, neue Methoden ausfindig zu machen, um das „Netz" noch vollkommener, noch komplizierter, noch dichter darzustellen. Nun wird es ja niemand bezweifeln, dass zur Bestimmung des topographischen Verhaltens, des Gesamtbildes des centralen Fasergewirres, des Anteiles, den es an dem Aufbau der Centralorgane nimmt, derlei Präparate unentbehrlich sind und hierüber, je reichlicher die Imprägnation ausgefallen ist, desto anschaulichere und vollkommenere Aufschlüsse geben werden, aber zum Studium der elementaren Zusammensetzung des Fasergewirrs sind diese Präparate durchaus untauglich, und wir müssen ihre Kompetenz nach dieser Richtung hin rundweg leugnen. Wenn die Frage nach der Konstitution des Fasergewirrs zu lösen ist — und sie ist zu lösen — so ist sie bloss auf synthetischem Wege, indem man die einzelnen Bestandteile, die in die Bildung des Gewirrs eingehen, an solchen Präparaten aufsucht, wo sie isoliert zur Darstellung gelangen; solche Bilder erhält man am schönsten an fötalen Centralorganen. Indem man sich diese Elemente nun alle zu einem Ganzen vereinigt denkt, wird man sich das centrale Fasergeflecht, das sie bilden, gleichsam im Geiste aufbauen können und damit eine richtige Vorstellung von seiner Konstitution gewinnen.

Auf dem Boden unserer heutigen Auffassung (His, Forel, Cajal, v. Kölliker, Van Gehuchten, Lenhossék, Retzius, Waldeyer, Schäfer, Kupffer u. v. a.) ist also das dichte Durcheinander feiner Nervenfasern in der grauen Substanz, das uns nebst der Golgi'schen Methode auch an Goldpräparaten und Weigert'schen Färbungen in grosser Vollendung entgegentritt und als dessen Entdecker Gerlach gelten darf, nicht als wahres Netzwerk, sondern als ein dichter Filz aufzufassen, dessen

massenhafte, in feine Fibrillen zerfaserte Bestandteile zwar mannigfaltig durcheinander geflochten sind, ihre Selbständigkeit aber gegeneinander vollkommen bewahren. Es handelt sich um kein Netzwerk, sondern um einen komplizierten Filz, ein Neuropilem (His). Dieses Gewirr lässt sich vergleichen mit einem dichten Urwald, dessen undurchdringliches Dickicht aus sehr dicht durcheinandergeflochtenen aber doch getrennten Einzelwesen besteht. Die Verknüpfung der Nervenelemente untereinander beruht stets auf einfachem Kontakt. Der physiologischen Erklärung erwächst hierdurch nicht die geringste Schwierigkeit. Es ist nicht einzusehen, warum eine innige Berührung nicht ebenso vollkommen zur Übertragung nervöser Erregungen genügte, als eine Kontinuität der Substanz. Haben wir doch dafür, wie dies Forel betont, seit geraumer Zeit ein allbekanntes Beispiel an den Verhalten der motorischen Nervenendigungen am Muskel, auch hier liegt ja nur eine einfache Verlötung und kein organischer Zusammenhang vor, und auch die peripherischen Nerven laufen alle frei aus, wenngleich gelegentlich an ihren Enden von accessorischen Bindegewebs- oder Epithelzellen in Form eines Terminalkörperchens umfasst, auch auf sie wirken die Reize durch Vermittelung der darüber gelegenen Epithelzellen durch Kontakt ein. Auch die alltäglichen Erfahrungen aus dem Gebiet elektrischer Übertragungen rücken diese Anschauung unserem Verständnis näher. — Als ein „Postulat der Physiologie“ kann die Kontinuität der Nervenelemente untereinander keineswegs gelten; im Gegenteil, den Physiologen muss es geradezu willkommen sein, wenn von anatomischer Seite nun an Stelle der früher hypothetisch angenommenen Kontinuität der Kontakt gesetzt wird. Denn früher handelte es sich um eine substantiell zusammenhängende Bahn vom Endorgan durch die Zellenkette der Centralorgane hindurch bis zur letzten, vornehmsten, etwa die Seelenfunktion vermittelnden Zelleneinheit, man musste annehmen, dass die Erregung unverändert von der Peripherie her bis zu ihrem centralen Endpunkte hinschreite. Eine solche einfache anatomische Einrichtung müsste aber mit dem komplizierten Charakter der nervösen Vorgänge geradezu in Widerspruch stehen. Durch den Nachweis nun, dass eine solche Bahn immer aus einer Anzahl kettenartig aneinandergefügter, aber selbständiger, an ihren Verbindungsstellen nur im Verhältnis eines freien Kontaktes aneinander gereihter Nerveneinheiten besteht, wird ein neues Prinzip in die Erklärung der centralen nervösen Vorgänge eingeführt. Die Reizwelle pflanzt

sich nunmehr nicht in einer einheitlichen Bahn fort, sondern sie hört schon an dem Endbäumchen der ersten Nerveneinheit in ihrer ursprünglichen Form auf und wirkt in der Weise weiter, dass sie in der zweiten ihr angefügten Einheit durch eine Art von Induktion eigene Erregungszustände auslöst, die in ihrer Natur mit der ersten Erregung nicht identisch zu sein brauchen u. s. w. Es wird also der Innervationsstrom in einer jeden Einheit in einer spezifischen Form abgeändert werden können, die Fortpflanzung der Reizwelle erfolgt durch eine Art von Induktion, eine Anschauungsweise, die dem komplizierten Charakter der nervösen Prozesse vielmehr zu entsprechen, sie vielmehr zu erklären geeignet zu sein scheint, als die Annahme einer ununterbrochenen, die Erregung unverändert von ihrer Anfangsstelle bis zu ihrem Endpunkte fortleitenden Bahn.

Ein ähnlicher Plan liegt auch der sog. „Leydig'schen Punktsubstanz" des Centralnervensystems Wirbelloser zu Grunde. Wir sind hierüber in den letzten Jahren, dank den Arbeiten von G. Retzius[1]), in den Besitz umfassender Aufklärungen gelangt. Die Untersuchungen des schwedischen Forschers erstrecken sich auf mehrere Vertreter der Crustaceen, Würmer und Mollusken und wurden zum grösseren Teile mit Hülfe der Methylenblaumethode, teilweise auch mit der des Golgi'schen Verfahrens angestellt. Auch die schönen, gleichzeitig und unabhängig davon angestellten Studien Biedermann's[2]) sowie diejenigen Bürger's[3]) und Allen's[4]) beruhen auf dem Methylenblauverfahren. Ehrlich's Verfahren bewährt sich nirgends trefflicher als auf diesem Gebiet. Indes auch die Golgi'sche Methode gewährt über das Nervensystem Wirbelloser klare und übersichtliche Bilder. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die beistehenden Abbildungen

---

[1]) G. Retzius, 1. Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biologische Untersuchungen. Neue Folge I. Stockholm 1890. — 2. Zur Kenntnis des Nervensystems der Würmer. Biol. Unters. Neue Folge II, 1891. — 3) Das Nervensystem der Lumbricinen. Biol. Unters. N. F. III, 1892. — 4. Das sensible Nervensystem der Polychaeten und Mollusken. Biol. Untersuchungen. Neue Folge IV, 1892.

[2]) W. Biedermann, Über den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Tiere. Jenaische Zeitschrift. Bd. 25, 1891, p. 429.

[3]) O. Bürger, Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Wirbellosen. Mitteil. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. 10, 1891, p. 206.

[4]) E. J. Allen, Studies of the Nervous System of Crustacea. Quaterly Journ. of Microsc. Science., V. 36, 1894, p. 461 und 483.

(Fig. 12—13), die dem Bauchstrang des Regenwurms entnommen sind. Die Anordnung, die wir daran erkennen, dass nämlich die grossen, plumpen Ganglienzellen kranzförmig um ein centrales, zellenloses Gebiet herumlagern, kehrt an den Ganglien fast aller wirbellosen Tiere wieder. Fast überall kommt es zur Bildung einer von Zellen umrahmten mittleren Zone (der „Centralzone“

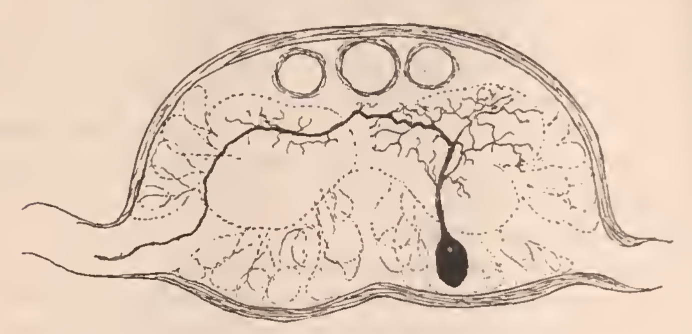


Fig. 12.

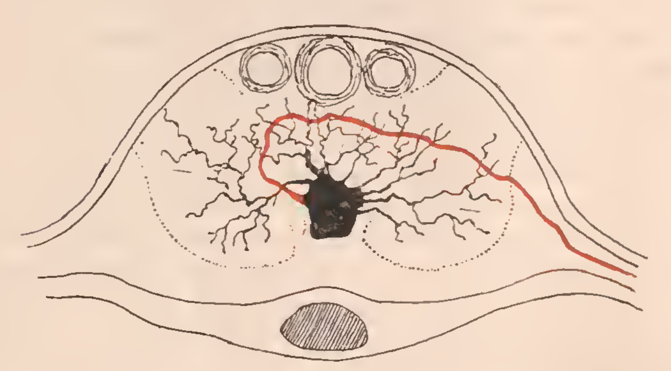


Fig. 13.

Querschnitte aus dem Bauchstrang des Regenwurms mit nach Golgi imprägnierten Nervenzellen. Figur 12 zeigt die gewöhnliche, Figur 13 die multipolare Form (Medianzelle).

Bürger's), die sich an gewöhnlichen Färbungen, namentlich bei Anwendung schwacher Vergrösserungen, wie von granulierter, körniger Beschaffenheit zeigt. Hieran knüpft ihre von Leydig[1]) eingeführte Benennung als „centrale Punktsubstanz“ an, obgleich

[1]) Fr. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere 1857. — Vom Bau des tierischen Körpers. Handbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. 1, Tübingen 1864.

schon dieser Forscher und nach ihm fast alle, die sich mit diesem Gegenstand befassten, darüber einig waren, dass die Substanz mehr von faseriger als von körniger Beschaffenheit ist; so besitzt sie nach Leydig einen „netz- oder geflechtartig gestrickten Charakter". Auffallenderweise hat sich aber jene Bezeichnung, die Wiedergabe eines notorischen Trugbildes, bis auf unsere Zeit erhalten.

Die Darlegung des Aufbaues der Centralzone erfordert ein Eingehen auf die Zellen selbst. Ich möchte von einem historischen Rückblick absehen und nur soviel erwähnen, dass ihre Verhältnisse von früheren Forschern am richtigsten von Buchholz[1]) und Nansen[2]) aufgefasst worden sind. Die wunderbaren Bilder, die uns Retzius und Biedermann vermittelt haben, sowie auch diejenigen, die mir an Golgipräparaten vorliegen, ergeben, dass die meisten Nervenzellen im Bauchmark und in den Ganglien der untersuchten Tiere von unipolarem Habitus sind. Es scheint dies überhaupt bei Wirbellosen die vorherrschende Form zu sein, ja bei manchen Würmern, wie bei Nereis, Lepidonotus, Aulostomum (Retzius), sowie bei Nemertinen (Bürger) gehören ausnahmslos alle Zellen diesem Typus an. Indes kommen bei den meisten bisher untersuchten Crustaceen und Würmern vielfach auch bipolare und multipolare Exemplare vor, so dass wir in keiner Weise zu einem kategorischen Satz im Sinne des unipolaren Zelltypus berechtigt sind. Halten wir uns zunächst an die verbreitetste, die unipolare Form (Fig. 12), so sehen wir, dass der birnförmige, glatte Zellkörper unter rascher Verjüngung in den kräftigen Ausläufer einmündet. Retzius vermochte bei einigen Würmern eine T-förmige Teilung des Fortsatzes nachzuweisen; das Schicksal der beiden Äste konnte nicht ermittelt werden, daher auch die Frage ungelöst blieb, ob es sich um gleichwertige Teilungsäste handelt. Vielleicht ist dies der Fall, und liegt dann eine Wiederholung der

---

1) R. Buchholz, Bemerkungen über den histologischen Bau des Centralnervensystems der Süsswassermollusken. Archiv f. Anat., Physiol. und wissenschaftl. Medizin, 1863.

2) Fritjof Nansen, 1. Preliminary Communication on some investigations upon the histological structure of the central nervous system in the ascidia and in myxine glutinosa. Annales mag. nat. hist. London, Vol. XVIII, 1886. — 2. The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Bergens Museum Aarsberetning for 1886. Bergen 1887 — 3. Anatomie und Histologie des Nervensystems der Myzostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. 21, 1887, p. 267. — 4. Die Nervenelemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anz. Jahrg. 3, 1888, p. 157.

von Cajal bei Wirbeltieren nachgewiesenen analogen Verhältnisse (T-Teilung) vor. Indes bildet dieses Verhalten eine grosse Ausnahme. Fast bei allen biegt der Ausläufer ohne Gabelung ungeteilt in eine der Nervenwurzeln ein, um durch sie das Mark zu verlassen. Es ist also vor allem der von so vielen früheren Forschern in Abrede gestellte direkte Ursprung der Nervenfasern aus den Ganglienzellen des Bauchstranges ein- für allemal festgestellt.

So weit nun der genannte Fortsatz dem Bereich des Markes angehört, also von der Zelle bis zum Austritte, entsendet er eine Anzahl von Nebenästchen, die entweder schon nach kurzem Verlauf unter reichlicher Verzweigung frei endigen, oder als Longitudinalfasern unter Abgabe verästelter Seitenfibrillen längere Gebiete des Markes durchziehen, um schliesslich ebenfalls in einer baumförmigen Verästelung ihr Ende zu finden. Retzius nennt im Anschluss an Buchholz, Nansen und Rawitz[1]), den Hauptausläufer der Zelle: Stammfortsatz, die sich davon abzweigenden Fibrillen: Nebenfortsätze. Letztere sind es nun, die durch ihre innige Verflechtung das reiche Gewirr der Punktsubstanz hervorbringen. Es handelt sich also auch hier wieder nicht um ein „centrales Nervennetz", sondern um einen Filz, der sich aus den kompliziert durcheinander gewirrten feinen Bäumchen der Nebenfortsätze aufbaut, wozu noch, wie bei den Vertebraten, die freien centralen Endigungen der peripherisch (in der Haut) entspringenden, sensoriellen Fasern hinzukommen (Lenhossék, Retzius). „Wie bei den Crustaceen, so entsteht auch bei den Würmern in der Punktsubstanz ein ausserordentlich reichliches, intrikates Geflecht, ein Neuropilem (His), aber kein Netz von untereinander zusammenhängenden Fortsätzen der Ganglienzellen. Die physiologische Verbindung verschiedener Elemente muss deshalb auch bei den Würmern als durch Kontakt vor sich gehend gedacht werden, nicht aber durch Kontinuität, durch direkte Vereinigung der Fortsätze" (Retzius). Zellen vom Golgi'schen Typus, d. h. Elemente, deren Nervenfortsatz gleich an der Zelle oder überhaupt noch im Marke unter Verlust seiner Individualität einer Endverästelung anheimfällt, sind bisher bei Wirbellosen nicht nachgewiesen. Nansen hatte solche allerdings beschrieben, doch beruhte diese Angabe angesichts der angewandten Untersuchungsmethode (Färbung) offen-

---

[1]) B. Rawitz, Das centrale Nervensystem der Acephalen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 20, 1887, p. 384.

bar nur auf einem Analogieschluss unter dem Einfluss Golgi'scher Anschauungen.

Bei dem Vergleich der Ganglienzellen der Wirbellosen mit denen im Gehirn und Rückenmark der höheren Wirbeltiere bereitet uns nur die Frage Schwierigkeiten, welche Deutung den Nebenfortsätzen der Evertebraten beizulegen sei. Zwei Möglichkeiten bieten sich hier:

1. Jene Nebenfortsätze sind als Analoga der Dendriten aufzufassen, die hier nicht, wie bei den Vertebraten, dem Zellkörper selbst entströmen, sondern auf den Anfangsteil des Fortsatzes gerückt sind. So scheinen Retzius und Cajal die Verhältnisse aufzufassen.

2. Die Nebenfortsätze entsprechen nicht den Dendriten, sondern sind höchstens den Kollateralästen des Nervenfortsatzes bei Typus I gleichzustellen; den Wirbellosen gehen Dendriten ganz ab. Diese Anschauung ist von Waldeyer (l. c. p. 39) aufgestellt worden. Nach diesem Forscher „bleibt es zweifelhaft, ob man die von den Stammfortsätzen entspringenden Nebenfortsätze auch mit den Protoplasmafortsätzen der Wirbeltiere vergleichen darf, wie Retzius es thut. Ich würde eher annehmen, dass den Krebsen bis auf sehr wenige Fälle die Protoplasmafortsätze ganz abgehen".

Nach reiflicher Überlegung muss ich mich zur Ansicht bekennen, dass sich hier eine für alle Nervenzellen des Bauchmarkes gültige Behauptung nicht aufstellen lässt. Auch hier muss die Frage, wie ich meine, von Fall zu Fall geprüft werden. Im allgemeinen glaube ich aber doch noch mehr der ersten von diesen Anschauungen den Vorzug geben zu sollen. Die Anhaltspunkte hierfür finde ich erstens in gewissen histologischen Verhältnissen, namentlich in der Vergleichung der multipolaren Zellformen, wie sie im Bauchmark der Wirbellosen und vielleicht am schönsten bei Lumbricus zur Beobachtung kommen mit den gewöhnlichen unipolaren Zellen. In jedem Ganglion des Regenwurms findet sich in geringer Zahl eine multipolare Zellgattung, von E. Hermann († 1879)[1]) bei Hirudo entdeckt und nach ihrer Lage als „Medianzellen" eingeführt, die man in der That nicht anders, als dem Deiters'schen Zelltypus mit Dendriten und Nervenfortsatz unterordnen kann (Fig. 13.). Der stets einfache Nervenfortsatz entspringt seitlich an der Zelle und schwingt sich in schön bogenförmigem Verlauf in die Wurzel

[1]) E. Hermann, Das Centralnervensystem vom Hirudo medicinalis. München 1875, p. 35.

der anderen Markhälfte. Rings von der Peripherie des Zellkörpers strahlen nach allen Richtungen hin verästelte Ausläufer aus; sie entsprechen augenscheinlich den Dendriten der Deiters'schen Form und es wäre durchaus unmotiviert, ihnen einen anderen Charakter zuzuschreiben. Nun vermag man aber an den Übergangsformen die von dem unipolaren Typus zu dieser Sorte hinleiten, Schritt für Schritt das allmähliche Heruntergleiten der Nebenfortsätze auf den Zellkörper, wo sie dann die fraglichen Dendriten darstellen, zu verfolgen. Die Nebenfortsätze sind also nichts anderes als dislozierte Dendriten. Wir haben es mit identischen Bildungen zu thun.

Zweitens sind es Überlegungen physiologischer Natur, die mich zur Stellungnahme für die erste Anschauungsweise veranlassen. Bei den Wirbeltieren sind die vom Zellkörper entspringenden Dendriten und die gleich in der Nähe des Zellkörpers abgehenden Seitenfibrillen des Nervenfortsatzes einerseits, und die richtigen, in weiterer Distanz entspringenden Kollateralen oder Paraxonen andererseits in funktioneller Hinsicht, wie wir es noch weiter unten ausführlicher beleuchten werden, als grundverschiedene Bildungen aufzufassen. Die Dendriten und Seitenfibrillen sind Rezeptionsorgane der Reize, der Axon und seine Kollateralen Transmissionsorgane der Erregung; die Dendriten leiten cellipetal, der Axon, einschliesslich seiner Paraxonen, cellifugel. Es fragt sich nun, wie verhalten sich die Nebenfortsätze der Wirbellosen in dieser Hinsicht? Gehen wir von der Vorstellung aus, dass die Unipolarzellen in den Centralganglien in überwiegender Mehrzahl motorisch sind, ein Schluss, der ja schon dadurch motiviert erscheint, dass die sensibeln Zellen gewiss zu einem guten Teile in der Haut lokalisiert sind. Der motorische Impuls entsteht in dem glatten, birnförmigen Zellkörper, der starke Stammfortsatz führt ihn auf dem Wege der Nervenstämmchen aus dem Centralorgan hinaus zur Peripherie, an die Muskeln. Welches sind aber die Einrichtungen, durch die die Zelle diejenigen Reize, auf deren Einwirkung hin sie reflektorisch in Aktion tritt, empfängt? Der Zellkörper selbst ist einer solchen Einwirkung vollkommen entzogen, indem er gar nicht im Bereich der Nervenverästelungen, nicht im Gebiet, wo sich die centralen Enden der sensoriellen Fasern in ihre Endzweige auflösen, sondern seitlich, ganz isoliert seinen Sitz hat, in einer Zone, wo die Nervenfasern nicht mehr hingelangen, um etwa die Zellen zu umspinnen. Es bleibt also nichts anderes übrig, als anzunehmen, wenigstens für die centralen motorischen Zellen,

dass die Aufnahme der sensibeln, die Reflexbewegungen auslösenden Eindrücke durch die Nebenfortsätze des Axons erfolgt. Diese leiten die Erregung also durch den Anfangsteil des Stammfortsatzes zur Zelle, in deren Protoplasma sie in einer für uns unbegreiflichen Weise in einen Bewegungsimpuls umgesetzt wird, worauf dann der neue motorische Erregungsstrom durch den Stammfortsatz zu den Muskeln hinläuft. Somit leiten die Nebenfortsätze cellipetal, sie sind Rezeptionsorgane der Reize, sind also physiologisch wenigstens, den Dendriten oder vielleicht noch richtiger den ersten Seitenfibrillen des Nervenfortsatzes bei den Wirbeltieren gleichzustellen. Wir dürfen sie also, zur Unterscheidung von den Cytodendriten und im Gegensatz zu den bei Wirbeltieren vorhandenen Paraxonen als Axodendriten (Cylindrodendriten nach Retzius) auffassen und mithin die „Leydigsche Punktsubstanz“ als „Dendritenzone“ bezeichnen.

Diese Auffassung gilt aber nur für die motorischen Zellen der Ganglienkette. Giebt es im Centralnervensystem der Evertebraten auch sensible Zellen und „Schaltzellen“ (d. h. Elemente, deren Fortsatz schon in den Ganglien selbst endigt, indem er es auf eine Verknüpfung der centralen Zellen untereinander abgesehen hat) und sind diese Elemente ebenfalls nach dem regulären Typus gebaut, mit einem Stammfortsatz und Nebenfortsätzen versehen, so müssen diese Nebenästchen in physiologischer Hinsicht einen andern Charakter haben, als die Axodendriten der motorischen Zellen, sie müssen als Emissionsvorrichtungen der Erregung mehr den Kollateralen der Wirbeltiere entsprechen. Dass aber solche Zellen im Centralnervensystem der Wirbellosen thatsächlich vorhanden sind, ist in der letzten Zeit durch den Nachweis, dass sich in der Haut von Würmern und Crustaceen freie sensible Nervenendigungen finden, fast zur Sicherheit geworden. Indessen dürften diese Zellen gegenüber den motorischen eine Minorität darstellen.

III. Zur Histiogenese des Nervensystems.

Die Beziehungen der centralen Nervenzellen zu dem peripherischen Nervensystem und den Nervenfasern überhaupt können in gehöriger Genauigkeit erst an der Hand einer ausführlicheren Darstellung der entsprechenden Verhältnisse klargelegt werden. Immerhin ist es möglich, schon an dieser Stelle eine Übersicht über das wesentlichste zu gewähren durch die Beleuchtung der Entwickelungsweise der Nervenzellen und Nervenfasern. Die embryologische Forschung ist für die Erkenntnis der Beziehungen der Nervenelemente zu einander von entscheidendster Wichtigkeit geworden. Vor allem ist hier der grossen Verdienste von W. His[1]) zu gedenken. Die Befunde dieses Forschers, mit den Methoden der Embryologie gewonnen, fanden glänzende Bestätigung durch die klaren Bilder, die uns die Golgi'sche Methode unlängst lieferte. Die Methode ist nach der histogenetischen Seite hin gleichzeitig von Cajal[2]) und vom Verfasser[3]), und unlängst auch von

[1]) W. His, Über die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt., Jahrg. 1879, p. 453. — Über das Auftreten der weissen Substanz und der Wurzelfasern am Rückenmark menschlicher Embryonen. Daselbst Jahrg. 1883, p. 163. — Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. Abh. d. mathem.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XIII, 1886, p. 479. — Die Entwickelung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Übersichtliche Darstellung, Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg. 1887. p. 368. — Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Abh. d. mathem. phys. Klasse der Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XV, 1889.

[2]) S. R. y Cajal, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet? Anat. Anz., Jahrgang V, 1890, p. 609.

[3]) M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo. Verhandl. d. X. internat. mediz. Kongresses. Berlin 1890, Bd. II, p. 115. — Derselbe: Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. Anat. Anz., Jahrg. VII, 1892, p. 519.

Retzius[1]) an Hühnerembryonen aus den ersten Tagen der Bebrütung, sowie an Selachierembryonen verwertet worden.

Fassen wir das wesentlichste Ergebnis all dieser Ermittelungen zusammen, so ergab sich als Hauptresultat die Erkenntnis, dass alle Nervenfasern des Körpers ausserordentlich lang ausgewachsene Ausläufer von Ganglienzellen, sei es centralen, sei es peripherischen, darstellen, und dass jede Nervenfaser vom Anfang bis zur Endigung als Produkt oder richtiger als Bestandteil einer einzigen Nervenzelle aufzufassen ist.

Diese grundlegende Thatsache wurde zuerst ausgesprochen und begründet von Kupffer[2]) im Jahre 1857. Erst heute, nachdem diese Lehre, man darf wohl sagen, schon sieghaft durchgedrungen ist, dank namentlich der wirksamen Unterstützung und Erweiterung, die sie durch His erfahren hat, erscheint das Verdienstliche der kleinen, so anregend geschriebenen Erstlingsarbeit des damals jugendlichen Forschers in vollem Lichte. Kupffer sah an jungen Hühner- und Schafembryonen die vorderen Wurzeln als Bündelchen feiner, blasser, kernloser Fäden auftauchen, die im Marke aus einer rundlichen Zellengruppe der ventralen Hälfte, aus den Vorläufern der späteren grossen Ganglienkörper des vorderen Horns, hervorzugehen schienen. Ebenso vermochte er nachzuweisen, dass sich an das Spinalganglion sehr frühzeitig sowohl am vorderen wie am hinteren Ende des Ganglions feine Fäden anschliessen, denjenigen der vorderen Wurzeln analog, von denen die hinteren mit dem Marke in Verbindung stehen, während die vorderen gegen die vorderen Wurzeln hinziehen. Die Schlüsse, die Kupffer aus diesen Beobachtungen zog, enthalten schon den Kernpunkt unserer heutigen Anschauungen. Die Frage, wie diese Fasern entstehen, beantwortet Kupffer mit folgenden Worten (p. 116): „Will man nicht dem Gebäude der Morphologie die Grundlage rauben, indem man den Satz negiert, dass jedes Formelement aus der Zelle hervorgehe, will man also nicht etwa behaupten, dass die Nervenfaser durch Gerinnung aus einem flüssigen Blastem entstehe, so dürfte wohl die Annahme den höch-

---

[1]) G. Retzius, Zur Kenntnis der ersten Entwickelung der nervösen Elemente im Rückenmarke des Hühnchens. Biol. Untersuchungen, N. F. V, Stockholm 1893, p. 48.

[2]) F. Bidder und C. Kupffer, Untersuchungen über die Textur des Rückenmarks. Leipzig 1857. — Der embryologische Teil stammt, laut der Vorrede, ausschliesslich aus der Feder Kupffer's.

sten Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen, dass die Nervenzelle mit den Bedingungen ausgerüstet sei, die Faser als direkten Fortsatz aus sich hervorgehen zu lassen." . . . „Jede Faser müsste demnach bis zu ihrer peripherischen Endigung, morphologisch betrachtet, nur als ein kolossaler „Ausläufer" der Nervenzelle aufgefasst werden."

Wie selten eine grosse Errungenschaft ganz unvermittelt, ohne alle Vorarbeiten hervortritt, so lassen sich auch hier aus der Zeit vor Kupffer Andeutungen nach der Richtung der von ihm präzisierten Lehre hin nachweisen. So sind schon in den Arbeiten von Remak[1]) Prodromalbeobachtungen enthalten, und Kupffer führt selbst an, dass Kölliker[2]) schon vor ihm das peripherische Auswachsen der Nervenfasern am Schwanze von Froschlarven beobachtet hat. Indes erst bei Kupffer tritt uns die Lehre in ihrer abgerundeten Gestalt entgegen.

Aber auch Kupffer's Ausführungen haben noch sehr das Gepräge des Hypothetischen. Erst die umfassenden Arbeiten von His brachten das erdrückende Beweismaterial bei, das notwendig war, um die Lehre aus dem Zustande einer Hypothese zur beglaubigten Thatsache zu erheben. Aber nicht nur festere Begründung, auch weiteren Ausbau fand sie bei His, namentlich durch die Erledigung der bei Kupffer noch offen gelassenen Frage nach der Entwickelungsweise der sensibeln Nerven, sowie durch die Ermittelung der feineren Vorgänge bei der Bildung der Nervenzellen und Fasern, sodass unsere heutigen Anschauungen hauptsächlich auf diesen Forscher zurückzuführen sind. Auch Vignal[3]) schloss sich der Kupffer-His'schen Lehre an. Schliesslich dienten dann die Bilder, die die Golgi'sche Methode an Embryonen vermittelte (Cajal, Lenhossék, Retzius), den Kupffer-His'schen Darstellungen in schönster Weise zur Bestätigung, wobei sich gleichzeitig viele neue interessante Details ergaben.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei der Entstehung der motorischen Fasern, die bekanntlich Fortsätze der grossen Vorderhornzellen darstellen (Fig. 14 u. 15). Aus den Mitosen des Medullarrohres, den „Keimzellen" von His, die sich bei allen Wirbeltieren

---

[1]) E. Remak, Über die Entwickelung des Hühnchens im Ei. Müller's Archiv, 1843, p. 478.

[2]) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre, II. Aufl., 1855, p. 354.

[3]) W. Vignal, Mémoire sur le développement des tubes nerveux chez les embryons des mammifères. Archives de Physiologie norm. et path. 1883, p. 513.

mit Ausnahme der Amphibien laut Altmann's[1]) Entdeckung auf die innerste, den Centralkanal umgebende Schichte beschränken, gehen in der ventralen Hälfte des Medullarrohres schon in einer frühzeitigen Periode Zellen hervor, die sofort einen peripherischen Fortsatz, eine motorische Nervenfaser entsenden. Man bezeichnet solche Zellen mit His, ihrem Entdecker, so lange sie der protoplasmatischen Ausläufer entbehren, als Neuroblasten. Der Fortsatz überschreitet rasch die Grenzen des Medullarrohres und wuchert, durch eine rätselhafte Kraft geleitet und in die richtige Bahn gelenkt, durch den embryonalen Körper hindurch an die betreffenden Muskeln heran, die er zu innervieren hat. An der Muskelfaser zerfällt er in ein Endbäumchen, das sich dieser in freiem

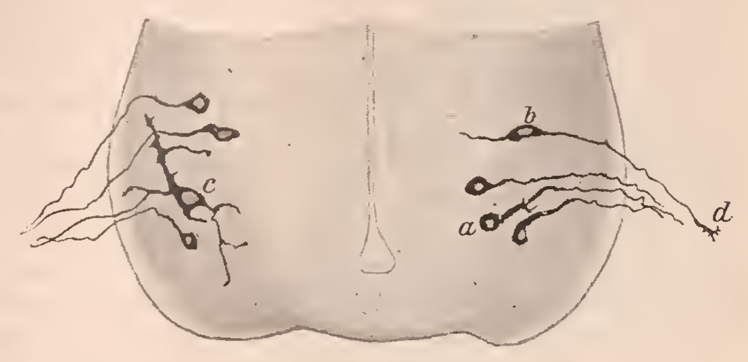


Fig. 14.

Rückenmark eines 4tägigen Hühnchens mit imprägnierten Neuroblasten. a noch glatte, birnförmige Zellen; an Zelle b erster Dendrit, centralwärts gerichtet; c Entwickelung der Dendriten; d Wachstumskeule einer motorischen Faser.

Kontakt anlegt. Während die Faser aber in raschem Wachstume ihrem Endziele zuschreitet, spielen sich auch an ihrer Mutterzelle Veränderungen ab. Zunächst gewahrt man, dass sie sich allmählich vom Centralkanal her in der Richtung nach aussen verlagert. Aber noch zeigt sie während dieses Wanderungsvorganges ihr primitives glattes Verhalten, höchstens dass an ihr, als erste Anlage eines Dendriten, ein kleiner, in der Richtung gegen den Centralkanal hin ziehender Fortsatz in Erscheinung tritt, in der Regel fehlt aber auch dieser. Die meisten Zellen zeigen eine ausgesprochene Birnform; sie imprägnieren sich als schwarze, mit der Spitze nach aussen gerichtete Klumpen in der Nähe der Centralkanals. Erst nachdem der Neuro-

[1]) R. Altmann, Über embryonales Wachstum. Vorläufige Mitteilung. Separatabdruck, 1881.

blast aus der durch die kernhaltigen Abschnitte der Ependymzellen gebildeten „Ependymkernzone" („Innenplatte" von His) hinausgerückt ist, reift er, durch Bildung seiner Dendriten, in der schon p. 49 geschilderten Weise, zum Neuroblasten heran. Die verschiedenen Entwickelungsstufen, die die motorische Zelle durchläuft, sind in den Figuren 7, 14 und 15 vergegenwärtigt. In der Figur 15 fallen zwei sagittal gestellte, spindelförmige Übergangsformen (b) auf. Das sind solche Zellen, die in einem etwas weiter hinten gelegenen Niveau des Markes entstanden sind und die daher, um ihren späteren Sitz zu erreichen, nicht nur peripherisch gegen die Oberfläche, sondern auch etwas sagittal nach vorn wandern müssen; während dieser sagittalen Verschiebung nehmen sie, an der Grenze der Kernzone dahingleitend, jene längliche Gestalt an. Ich möchte noch nachtragen, dass von den Dendriten, die sich an der freigewordenen Nervenzelle einstellen, einer oft bis an das Lumen des Centralkanales herantritt, eine Erscheinung, die später schwindet.

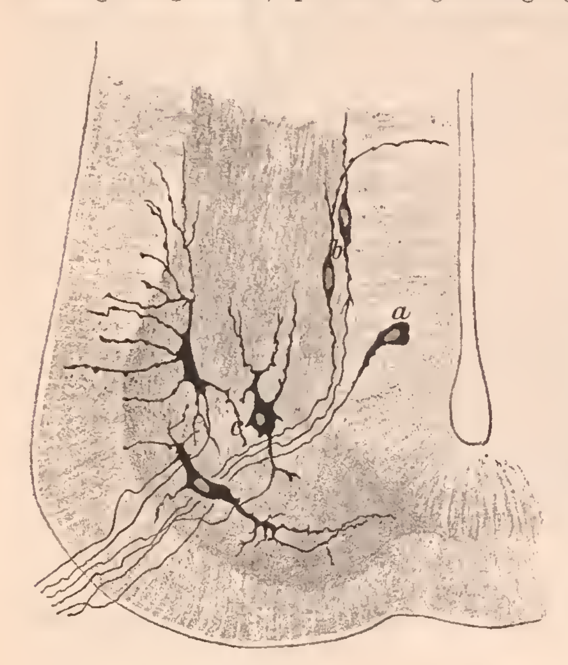


Fig. 15.
Entwickelung der motorischen Nervenzellen im Rückenmarke eines 7tägigen Hühnchens, aus mehreren Präparaten zusammengestellt. a Neuroblast; b spindelförmiges Stadium mit dem ersten centralen Dendriten; c Dendritenentwickelung.

Alle diese Vorgänge und auch die weiter zu schildernden gelangen bei dem Hühnchen in dem relativ langen Zeitraume zwischen dem dritten und dem neunten Tage mit gleicher Klarheit zur Beobachtung, da die Nervenzellen nicht auf einmal, sondern successive innerhalb der bezeichneten Periode entstehen.

Für Hensen[1]) lag in dem Umstande, dass man sich bei dieser Auffassung die bei ihrem freien Vordringen stets unfehlbar ihr Endorgan erreichende Faserspitze mit einer Art von Bewusstsein ausgestattet vorstellen müsste, eine solche Schwierigkeit, dass er sich nicht entschliessen konnte, der Kupffer'schen Ansicht beizutreten. Um diese Schwierigkeit zu umgehen, stellte er sich eine besondere Hypothese über die Entwickelung der peripherischen Nerven auf, ohne freilich, wie er selbst zugesteht, für seine Ansicht etwas Thatsächliches beibringen zu können. Gleich der alten, vor Kupffer herrschenden Auffassung nahm er an, dass die Nerven aus zahlreichen, in der Richtung ihres späteren Verlaufs liegenden Zellen hervorgehen; während aber die alte Theorie die Zellen erst nachträglich durch einen Verschmelzungsvorgang sich miteinander zu einem kontinuierlichen Gebilde vereinigen liess, nahm Hensen an, dass sie als Produkte unvollkommener Zellteilungen von Haus aus miteinander zusammenhängen. Die Nervenzelle und die Zelle des Endorgans sollen in der ersten Anlage, da sie noch unmittelbar neben einander liegen, durch eine Intercellularbrücke verbunden sein. Jede teilt sich nun und die Tochterzellen rücken an die Stelle der Intercellularbrücke, bleiben aber sowohl miteinander wie mit den beiden Mutterzellen vermöge einer unvollkommenen Teilung des Protoplasmas durch Kommunikationsfäden in Zusammenhang. Dieser Teilungsvorgang wiederholt sich unzähligemal immer in gleicher Weise, bis die Anlage der Nervenfaser gebildet ist, während gleichzeitig die Verbindungsbrücken mehr und mehr zu langen Fäden ausgespannt werden. „Die Nerven wachsen niemals ihrem Ende zu, sondern sind mit demselben stets verbunden".

In der That waren Zweifel so lange gerechtfertigt, als man sich mit Hensen sagen musste, dass „noch niemand das frei auswachsende Ende eines Nerven gesehen hat" (p. 372). Dieses Postulat ist aber heute, dank der Golgi'schen Methode, auf eine jeden Zweifel ausschliessende Weise erfüllt. Erschiene das vorwachsende Ende einfach unter dem Bilde eines Aufhörens der Nervenfaser, so hätte man wohl auch noch heute keine sichere Gewähr dafür, den wirklichen Endstumpf vor sich zu haben, denn immer wären ja Bedenken möglich, dass es sich, wo die Faser ihr

---

[1]) V. Hensen, Die Entwickelung des Nervensystems. Virchow's Archiv, Bd. XXX, 1864, p. 166. — Ferner: Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anat. und Entwickelungsgeschichte, Bd. I, 1876, p. 372.

Ende zu erreichen scheint, bloss um ein Ergebnis der Schnittführung oder, an Golgi'schen Bildern, um einen Mangel der Reaktion handle. Hensen's Forderung ist erst als realisiert zu betrachten, seitdem Cajal[1]) die entscheidende Entdeckung gemacht hat, dass der freie hervorwachsende Stumpf durch eine charakteristische Endverdickung, Cajal's Wachstumskeule (Cône d'accroissement) gekennzeichnet ist. Hört die im Wachstum begriffene Faser mit einer solchen auf, so können wir uns darauf verlassen, das wirkliche Ende zu sehen. Ich vermag den Befund des spanischen Forschers auf Grund von Präparaten, die sehr jungen Hühner- und Selachierembryonen entnommen sind, für alle Fasern zu bestätigen. Am schönsten gelangt das Knötchen an den im Wachstum begriffenen Nervenfortsätzen der Kommissurenzellen im Rückenmark von 5—7 tägigen Hühnerembryonen zur Ansicht, und namentlich wird man im Gebiet der „Bodenplatte", d. h. der Stelle der späteren vorderen Kommissur, bei gelungener Imprägnation nie einige derartige Bildungen vermissen. Ich stelle mir die Wachstumskeule als eine weiche Protoplasmamasse vor, die sich durch eine Art amöboider Bewegung zwischen den eng zusammengefügten Gewebsteilen hindurcharbeitet. Der häufige Befund von Wachstumskeulen in der vorderen Kommissur scheint darauf hinzudeuten, dass hier die Passage besonders erschwert ist, wodurch der vorwachsenden Faser für einige Zeit Halt geboten wird. In der Figur 16 habe ich die Endkeulen, die diese Gegend in zwei Schnitten darbot, in eine Zeichnung kontrahiert. Schon in einiger Entfernung vor ihrem freien Ende sieht man die Faser etwas rauher und auch allmählich dicker werden; sie läuft schliesslich in eine dreieckige, manchmal mehr spindelförmige Verdickung aus, die so ansehnlich ist, dass sie schon bei schwacher Vergrösserung als schwarzer Fleck bemerkbar wird. In der Regel erscheint sie nicht glatt, sondern mit minimalen, zackigen Ästchen bedeckt, in denen Cajal schon die erste Anlage der Endverästelung erblickt. Darnach würde die Endkeule keine sich immer während aufzehrende und neubildende Erscheinung, sondern mehr eine konstante Bildung darstellen, die an der Ursprungszelle angelegt, von hier aus allmählich gegen die Peripherie hin vorgeschoben wird; ist diese Auffassung richtig, so fiele auch auf die Art und Weise der Verlängerung der Faser einiges Licht, insofern sich auf Grund derselben die Annahme eines Wachstums durch Apposition an der

---

1) S. R. y Cajal, A quelle époque apparaissent etc. p. 611.

Spitze mit Bestimmtheit ausschliessen liesse. Die Verlängerung müsste vielmehr entweder durch Nachschub neuen Stoffes von der Zelle her oder durch interstitielle Zunahme des Fortsatzes vor sich gehend gedacht werden. Die Erscheinungen der Nervenregeneration lassen die letztere Hypothese als wahrscheinlicher erscheinen, denn wie sollte z. B. bei einer Nervenläsion an dem Zeigefinger eines Erwachsenen das Material für die neuen Endäste der Nervenfaser von der weit hinten im Rückenmarke gelegenen Zelle her geliefert werden? Am wahrscheinlichsten ist, dass die Nervenfaser sowohl bei ihrem histogenetischen wie auch bei ihrem regenerativen Wachstum direkt von der Umgebung das Material hierzu aufnimmt, dass aber eine Einwirkung von der Ursprungszelle her zur Assimilation dieses Materiales notwendig ist, wahrscheinlich weniger in substanzieller Form als in Form gewisser Reize. Für ein interstitielles Wachstum spricht auch der von Cajal und Lugaro klargelegte Entwickelungsmodus der Körnerzellen der Kleinhirnrinde, worauf an einer späteren Stelle näher eingegangen werden soll.

Ist nun auch der Hensen'schen Hypothese in der Folge die Zustimmung der Forscher versagt geblieben, so hat doch das Problem, das er durch seine Bedenken angeregt hatte, die Frage, durch welche Kräfte die Nervenfasern bei ihrem histogenetischen Fortschreiten in die richtigen Bahnen geleitet werden, wie es kommt, dass sie bei ihrer oft komplizierten Durchflechtung den Ort ihrer Bestimmung nie verfehlen, die Forscher, die sich mit der Histiogenese des Nervensystems abgaben, anhaltend beschäftigt, und zu manchem scharfsinnigen Erklärungsversuch Veranlassung geboten. Es handelt sich hier im Grunde genommen nicht um eine Frage des engeren Gebietes der Nervenhistologie, sondern um einen Spezialfall eines grossen allgemeinen Problems, der Frage nach den kausalen Bedingungen organischer Gestaltungsprozesse. Allerdings liegt hier die Frage in so zierlicher, konkreter Form, so sehr an histologische Einzelheiten geknüpft vor, wie sonst vielleicht nirgends. Vier Hypothesen sind hier zu registrieren. Nach His [1]) bestimmen innerhalb der Centralorgane die Lücken des Gliageflechtes oder Myelospongiums den Verlauf der Fasern, indem die Nervenfortsätze der Neuroblasten stets in der Richtung des geringsten Widerstandes vermöge der ihnen selbst innewohnenden Wachstumstendenz weiter fortwuchern. Ein peripherisch auswachsender Nerv rückt hingegen in seiner Anfangsrichtung vor, so lange ihm nicht Blutgefässe, Knorpel oder anderweitige verdichtete Stellen im Gewebe den Weg verlegen und ihn so zu einem Ablenken oder zu einer Teilung veranlassen. Natürlich erblickt His in diesen Hindernissen nicht Zufälligkeiten, denn dann wären ja Irrgänge der Nervenfasern unvermeidlich, sondern

---

1) W. His, Die Entwickelung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Übersichtliche Darstellung. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1887, p. 376.

fasst die Verhältnisse so auf, dass die betreffende Anordnung der Gewebe schon von vornherein, der Wachstumsrichtung der Nervenfasern entsprechend, einer „prästabilierten Harmonie“ gemäss normiert ist.

His jun.[1]) hat hierzu noch ein zweites Moment hinzugefügt. Es wachsen nach seiner Auffassung die wandernden Nervenzellen stets nach den Stellen besserer Ernährungsbedingungen hin, eine Ansicht, der freilich insofern Bedenken entgegengehalten werden müssen, als es nicht einzusehen wäre, warum in dem zarten, gleichmässig von der Urlymphe durchtränkten Keim sich stellenweise Nutritionsherde bilden sollten. Ausserdem könnte ja der Umstand, dass die Nervenzellen und Fasern an den Stellen, an die sie heranwachsen, eine bessere Ernährung finden, wohl ein indirektes Motiv, nicht aber das gesuchte direkte mechanische Moment für den Vorgang des Wachstums der Zelle und der Faser abgeben, höchstens wäre das für die Fasern in dem Sinne möglich, dass man annehmen würde, dass die Apposition des zu ihrer Verlängerung dienenden Bildungsstoffes in der Richtung des grösseren Nahrungsvorrates erfolge; indessen wurde ja schon oben als unwahrscheinlich bezeichnet, dass sich die Fasern durch Apposition an ihren Spitzen verlängern.

Mit der letztgenannten Hypothese verwandt ist eine Theorie, die R. y Cajal[2]) zum Urheber hat. Cajal knüpft an die bekannten Pfeffer'schen Versuche an und erblickt in dem Walten chemotaktischer Einwirkungen der Elemente aufeinander das Moment, das die Disposition der Nervenzellen und Nervenfasern bei dem Bildungsvorgang des Nervensystems bestimmt. So erklärt sich Cajal z. B. das Heranwachsen der peripherischen Fasern an die Epithelzellen und Muskelelemente in der Weise, dass die letzteren gewisse Stoffe absondern, die auf die Nervenenden eine Anziehungskraft ausüben, wobei natürlich eine ungeheure Mannigfaltigkeit von solchen Sekreten, von denen jedes nur für eine bestimmte Faser ein Lockmittel darstellen dürfte, angenommen werden müsste. Bei zwei Nervenzellen, die durch ihre Fortsätze in gegenseitige Beziehungen treten sollen, liegt eine beiderseitige gekreuzte Chemotaxie vor. Daneben giebt aber Cajal auch noch mit His den richtenden Einfluss der Configuration der Gewebe, durch die die wachsende Faser hindurchgeht, zu.

Strasser[3]) geht in einem gedankenreichen spekulativen Aufsatze von einem Gedanken aus, der, wie er mit Recht bemerkt, bisher nicht genug Würdigung gefunden hat, dass sich nämlich Hand in Hand mit der histologischen Differenzierung auch eine allmähliche Entwickelung der Funktion einleitet, dass das Spiel der Nerventhätigkeit nicht von einem bestimmten Zeitpunkte an, erst nachdem alle materiellen Vorbereitungen getroffen sind, plötzlich in Gang gesetzt wird, sondern schon mit der ersten Anlage in einfacher Form thätig ist, um sich, parallel der morphologischen Ausbildung, allmählich komplizierter zu gestalten. So werden von den Neuroblasten schon

1) W. His jun., Die Entwickelung des Herznervensystems bei Wirbeltieren. Abh. d. math.-physik. Klasse d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XVIII, 1891.

2) S. R. y Cajal, La rétine des vertébrés. Cellule, Tome IX, 1893, p. 236—240.

3) H. Strasser, Alte und neue Probleme der entwickelungsgeschichtlichen Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems. Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch. Herausgegeben von Merkel u. Bonnet. Bd. I, 1892, p. 721.

frühzeitig in einer bestimmten Richtung Reizströmungen ausgehen, die dann bei der Bildung der Nervenfaser gleichsam insubstantiiert werden. Andererseits aber legt Strasser das Hauptgewicht auf elektromotorische Vorgänge in den Endorganen, namentlich in der Anlage der Muskulatur, wodurch darin eine negative elektrische Spannung hervorgerufen wird, während in den Neuroblasten durch Influenz eine Aufspeicherung positiver Energie, namentlich am Aussenpol erfolgt. So erfährt also der Neuroblast von Seiten des Endorgans eine direkte Anziehung, die zum Auswachsen des Zellenleibes in Form der Nervenfaser führt. Strasser bemüht sich, diese Theorie im einzelnen für die motorischen, die sensiblen Fasern und für die Entwickelung des Sympathicus durchzuführen. Ein schwerwiegender Einwand muss gegen die Strasser'sche Lehre erhoben werden. Eine solche Hypothese könnte eine Erklärung in sich schliessen etwa für das Hinwachsen des ganzen motorischen Nervenbündels gegen das Myotom hin, nicht aber für die Thatsache der konstanten Verknüpfungen einzelner bestimmter Nervenfasern mit einzelnen bestimmten Muskelelementen; hierin liegt aber das „Wunder". Man müsste schon für ein jedes Element der Muskelanlage eine Anziehungsfähigkeit nur auf bestimmte Neuroblasten annehmen, mithin also eine ganze Reihe verschiedener Sorten von Elektricität, was natürlich undenkbar ist, indem die Elektricitätslehre hierfür kein Analogon bietet. In dieser Hinsicht ist die Cajal'sche Ansicht, die chemotaktische Einflüsse heranzieht, in einer günstigeren Lage, indem sie mit einer unbekannten und in beliebiger Mannigfaltigkeit vorstellbaren Grösse, mit rätselhaften Zellausscheidungen rechnet.

Wenn die dargelegte Entwickelungsweise der Nervenfasern sich noch immer nicht der allgemeinen Anerkennung erfreut, indem eine Anzahl von Embryologen und Zoologen der älteren, schon von Kupffer bekämpften Anschauung, die die Entstehung der Nervenfasern aus kettenartiger Verschmelzung mehrerer längsgeordneten Zellen ableitet, den Vorzug giebt, so liegt hierfür der Grund gewiss nicht zu geringem Teile in der befremdenden Natur der Erscheinung, dass der Fortsatz einer einzigen, verhältnismässig so kleinen Zelle in der Folge so enorme Dimensionen gewinnt. Indes verliert die Sache ihren in der That verblüffenden Charakter, sobald wir uns vergegenwärtigen, dass dieses Missverhältniss zwischen dem Durchmesser der centralen Ursprungszelle und der Länge der peripherischen Nervenfaser anfangs, auch nachdem letztere schon bis zu ihrer Endigung angelegt ist, nicht besteht und sich erst allmählich einstellt. Frühzeitig sind die Fasern mit dem Gebiet ihrer Endigung durch Kontakt verknüpft, zu einer Periode, wo noch alles enge beieinander liegt; indem nun die Strecke, die sie durchlaufen, allmählich an Umfang zunimmt, ja im Laufe der postembryonalen Entwickelung sich um das hundertfache und darüber hinaus ausbreitet, muss sich auch die zwischen Mark und Peripherie ausgespannte Faser in enormer

Weise verlängern, und zwar wahrscheinlich nicht sowohl durch fortdauernde produktive Thätigkeit der Mutterzelle, als vielmehr auf eigene Faust, durch interstitielles Wachstum. Die Schwierigkeit, eine Nervenfaser, die von dem Lendenmark bis zu den Muskeln der Fusssohle verläuft, als Produkt einer einzigen Zelle aufzufassen, ist gewiss nicht geringer, als beispielsweise diejenige, in einem Vogelei eine einzige enorm vergrösserte Zelle oder in der 16 mm langen Gregarine des Hummers (Gregarina gigantea) ein einzelliges Wesen zu erblicken.

Das dargelegte Prinzip beherrscht auch die Entwickelung der sensibeln Nervenfasern. Ein richtiges Verständnis der sensibeln Bahnen wurde erst angebahnt, als His — nachdem schon von anderer Seite vermutungsweise ähnliche Ansichten geäussert worden waren — mit Bestimmtheit den fundamentalen Satz aussprach, dass die sensibeln Fasern bei Wirbeltieren nicht im Marke selbst entstehen, sondern aus den Nervenzellen der neben dem Rückenmarke befindlichen Spinalganglien hervorgehen. Diese Zellen, die sich direkt oder indirekt aus dem Ektoderm abspalten, erscheinen anfangs einfach spindelförmig mit zugespitzten Enden, strecken indes ihre beiden Pole mehr und mehr in die Länge, um sie schliesslich zu je einer Nervenfaser auswachsen zu lassen. Letztere streben nun, je mit einer typischen und mit der Golgi'schen Methode nachweisbaren Wachstumskeule ausgerüstet, nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin; die centrale Faser dringt in das Mark hinein, worin sich ihre Endkeule schliesslich zu einer weitausgebreiteten, in der Längsrichtung des Markes gelegenen, freien Endverästelung entfaltet — der Komplex dieser Fasern bildet zwischen Ganglion und Mark die hintere Wurzel, im Rückenmark den Hinterstrang — die peripherische lenkt gegen das Gebiet ihrer Endigung, Epidermis, Schleimhaut u. s. w. hin, wo ihr fast immer baumförmig verzweigtes Endstück entweder frei zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen liegt, oder von besonderen epithelialen oder — noch häufiger — mesodermalen Elementen in Form eines Nervenendkörperchens umfasst wird.

Nicht nur für die Spinalwurzeln, auch für die Hirnnerven hat His diese Art der Entstehung nachweisen können. Die motorischen Hirnnerven, wie Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, Facialis u. s. w. haben im Gehirn ihre richtigen Ursprungskerne, d. h. sie wachsen als Nervenfortsätze intracerebral gelegener motorischer Nervenzellen über die Hirnoberfläche hinaus nach den

Muskeln hin, die sie zu versorgen haben. Die sensibeln Hirnnerven aber entspringen nicht im Gehirn, sondern in ihren Ganglien und dringen von diesen aus ins Gehirn hinein, wo ihrer besondere Ansammlungen von Nervenzellen harren, die sie mit ihren Endverzweigungen umflechten und an die sie ihre Erregungen abgeben; diese Zellgruppen sind dann bestimmt, die Erregung weiter centralwärts, in der Richtung gegen die Hirnrinde hin zu befördern. Diese Zellhaufen lassen sich mit den motorischen Kernen natürlich nicht direkt vergleichen, sie stellen Endkerne dar, die Ursprungskerne für die sensibeln Nerven sind die Ganglien, für den sensibeln Trigeminusanteil das Ganglion Gasserii, für den N. intermedius das Gangl. geniculi, für den Hörnerven die beiden Akustikusganglien, für den Vagus das Ganglion jugulare und der Plexus nodosus, für den Geschmacksnerven das Gangl. jugulare glossopharyngei. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem Riechnerven. Hier stellt die Riechschleimhaut das dem Spinalganglion entsprechende Ursprungsorgan dar. An jeder Riechzelle wächst der basale Pol zu einer Olfactoriusfibrille aus, die gegen die Anlage des Riechlappens hinwuchert und sich in diesen einsenkt; im Riechlappen breitet sich die Endspitze zu einem Endbäumchen aus, um sich in den Glomeruli olfactorii durch innigen Kontakt mit den absteigenden Dendriten der Mitralzellen zu verbinden. Von dem Sehnerven steht heute fest, dank namentlich den Untersuchungen von Keibel[1]), His[2]) und Froriep[3]), dass, wie das schon H. Müller[4]) früher erschlossen hatte, die Hauptrichtung seines Wachstums die von der Netzhaut gegen das Hirn hin ist, aber ebenso sicher ist auch, dass diese Richtung nicht für alle Fasern gilt, dass ein kleiner Teil umgekehrt vom Gehirn der Netzhaut zuwächst. So steht die Netzhaut in doppelter Beziehung zu dem centralen Nervensystem. Die centripetalen Fasern stellen die Fortsätze der in der Ganglienzellenschichte der Netzhaut gelegenen Elemente, teilweise (bei Vögeln) auch der sogen. nervösen Spongioblasten dar, sie wurzeln

---

[1]) Fr. Keibel, Über die Entwickelung des Sehnerven. Sitzungsber. des med. Vereins zu Strassburg, 1888.

[2]) W. His, Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Archiv f. Anat. und Physiologie. Anat. Abt., Jahrg. 1887, p. 379.

[3]) A. Froriep, Über die Entwickelung des Sehnerven. Anat. Anz. Jahrg. VI, 1891, p. 155.

[4]) H. Müller, Die Stammesentwickelung des Sehorganes. Leipzig 1874—76, p. 37.

also in Zellen der Netzhaut und endigen in den Vierhügeln mit den von R. y Cajal[1]), Pedro Ramón[2]) und Van Gehuchten[3]) beschriebenen weitausgebreiteten Endarborisationen, die centrifugalen entstammen den Nervenzellen der Vierhügel und laufen in der Netzhaut mit den von R. y Cajal entdeckten Endbäumchen frei aus.

Fast noch klarer lässt sich die prinzipiell gleiche Art der Entstehung an jenen Zellen des Rückenmarkes verfolgen, die in ihrer ganzen Ausdehnung dem Marke angehören und seit Cajal und v. Kölliker als Kommissurenzellen und Strangzellen bezeichnet werden. Namentlich bilden die Kommissurenzellen das beste Objekt zur Untersuchung der Bildungsweise der Nervenelemente. Dem birnförmigen, oder hier öfter stäbchenförmigen, noch glatten Neuroblasten rechtwinkelig entstammend, dringt die wachsende Faser, mit der hier am leichtesten auffindbaren terminalen Keule versehen, von der dorsalen Markhälfte her, sich bogenförmig an den Rand der „Kernzone“ haltend, zur vorderen Kommissur heran, durchsetzt sie dann in ihrer weiteren Entwickelung allmählich und geht in den Vorderstrang der anderen Seite über, wo sie dann, sei es durch einfache Umbiegung, sei es nach T-förmiger Spaltung, die Längsrichtung einschlägt, um aber schliesslich doch wieder in die graue Substanz einzulenken und sich darin in



Fig. 16.
Aus dem Rückenmarke eines 7tägigen Hühnchens. Im Wachstum begriffene Kommissurenfasern mit Cajalscher Endkeule.

[1]) S. R. y Cajal, Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. VIII, 1891, p. 337.

[2]) P. Ramón, Investigaciones de Histología comparada sobre los centros ópticos de los vertebrados. Madrid 1890.

[3]) A. Van Gehuchten, La structure des lobes optiques chez l'embryon de poulet. La Cellule, T. VIII, 1892, p. 7.

eine typische Endarborisation auszubreiten. Die verschiedenen Stadien der Entwickelung der Kommissurenfasern sind in der Fig. 16 vergegenwärtigt; sie zeigt auch eine in der Bildung begriffene Strangfaser.

Mit diesen Thatsachen der Histiogenese stimmen aufs schönste die Befunde überein, die die Untersuchung der histologischen Vorgänge bei der Regeneration experimentell durchschnittener oder gequetschter Nerven ergeben hat. Mit Ausnahme von v. Büngner[1]), der die Regeneration der Achsencylinder von den gewucherten und zu Längsreihen geordneten Schwann'schen Kernen herleitet, kommen alle neueren Untersucher dieses Gegenstandes, von denen ich nur Ranvier[2]), Vanlair[3]), Barfurth[4]), v. Notthafft[5]), und Stroebe[6]) nennen möchte, ähnlich wie schon früher Waller, Schiff, Rindfleisch, Cornil und Eichhorst, zu der Überzeugung, dass die Neubildung der Nervenfasern ganz nach Analogie der ersten Entwickelung durch centrifugales Auswachsen der centralen Stümpfe der durchschnittenen Achsenfäden erfolge. Die neuen Faserstücke wachsen, sofern ihnen nicht ein Narbengewebe den Weg verstellt, in den peripherischen, entarteten Nervenstumpf hinein und folgen in ihrem weiteren Wachstum seiner Bahn; Stroebe will sogar an ihrem vordringenden Ende eine sondenknopfartige Verdickung, mit der Wachstumskeule der embryonalen Fasern vergleichbar, wahrgenommen haben. Kaum angelegt, leitet sich schon an den neuen Fasern eine chemische Umwandlung ihrer peripherischen Protoplasmazone ein, die zur Bildung der Markscheide führt. So lassen sich beim Kaninchen schon zwei Tage, nachdem die

---

[1]) O. v. Büngner, Über die Degenerations- und Regenerationsvorgänge an Nerven nach Verletzungen. Habilitationsschrift, Jena 1890.

[2]) L. Ranvier, Système nerveux, Paris 1878.

[3]) Vanlair, De la régeneration des nerfs péripheriques par le procédé de la suture tubulaire. Archives de Biologie, T. III, 1882, p. 379. — Derselbe: Nouvelles recherches expérimentales sur la régéneration des nerfs. Archives de Biologie Tome VI, 1887.

[4]) D. Barfurth, Zur Regeneration der Gewebe. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 37, 1891, p. 392.

[5]) A. v. Notthafft, Neue Untersuchungen über den Verlauf der Degenerations- u. Regenerationsprozesse an verletzten peripheren Nerven. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LV, 1892, p. 134.

[6]) H. Stroebe, Experimentelle Untersuchungen über Degeneration und Regeneration peripherer Nerven nach Verletzungen. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anatomie, Bd. XIII. 1893, p. 160.

neuen Fasern sichtbar geworden, Spuren einer Markscheide an ihnen nachweisen (v. Notthafft). An manchen Fasern freilich scheint der Vorgang der Umhüllung mit Mark lange auf sich warten zu lassen. Nach Stroebe besitzen die jungen Fasern schon bei ihrem ersten Auftreten deutlich ausgebildete, wenn auch schmale Markscheiden. Bald legt sich auch eine neue Schwann'sche Scheide an den neugebildeten Fasern an, und zwar wahrscheinlich unter Beteiligung der Zellen der alten zerfallenen Schwann'schen Scheiden. Sehr merkwürdig ist, dass an der Durchschnittsstelle des Nerven nach einiger Zeit eine sehr starke, sich durch zahlreiche Mitosen (Tangl[1]), v. Büngner, Hanken[2]), v. Notthafft, Stroebe) äussernde Wucherung der Kerne und des Protoplasmas der Schwann'schen Zellen auftritt. Diese auffallende, im wesentlichen schon seit längerer Zeit bekannte Erscheinung war es namentlich, die v. Büngner veranlasste, eine diskontinuierliche, von diesen Zellen ausgehende, kettenartig erfolgende Bildung der neuen Achsenfasern anzunehmen. Aber es ist von anderer Seite nachgewiesen worden, dass diese Wucherung mit den Regenerationsvorgängen nichts zu thun hat; ihr Zweck scheint vielmehr in der Förderung des vollkommenen Zerfalls der abgetrennten Nervenfasern zu liegen (Ranvier, v. Notthafft). Nach Stroebe bewirken diese gewucherten Zellen nach Art von Phagocyten die Beseitigung der Zerfallsreste der Markscheide.

Im einzelnen harren noch manche Detailfragen der Regenerationserscheinungen ihrer Lösung. Wie bei dem ersten Bildungsprozess der Nervenfasern, so liegt auch hier die grösste Schwierigkeit in der kausalen Erklärung der Thatsache, dass die sich neu bildende Nervenfaser immer in zielbewusster Richtung weiterschreitet; namentlich sind die Fälle rätselhaft, wo sich zwischen den durch die Läsion weiter auseinandergerückten Nervenstümpfen die Verbindung schliesslich doch in richtiger Weise einstellt. Merkwürdig ist die Erfahrung der Chirurgen, dass bei grösserem Nervendefekt das Vorwachsen des centralen Stumpfes leichter vor sich geht, wenn dem Nerven durch ein implantiertes Nervenstückchen oder sogar durch einen die beiden Stümpfe verbindenden Seidenfaden gleichsam der Weg für sein Wachstum vorgezeichnet wird, wie einer Schlingpflanze durch einen Gitterstab oder einen Bindfaden.

---

[1]) Fr. Tangl, Zur Histologie der gequetschten peripheren Nerven. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 29, 1887, p. 464.

[2]) J. H. Hanken, Über die Folgen von Quetschung peripherer Nerven. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol., Bd. III, 1886, p. 265.

IV. Das Neuron.

1. Die Histologie des Neurons.

Aus den dargelegten wichtigen Beobachtungen geht also eine ausserordentlich einfache Auffassung des Nervensystems hervor. Das Nervensystem erscheint uns zusammengesetzt aus einer grossen Menge selbständiger Einheiten, die ebenso wie sie in der ersten Anlage, im Zustande noch fortsatzloser Neuroblasten, unabhängig von einander sind, auch später, nachdem sie vermöge mannigfaltiger Auswüchse ihres Protoplasmas den kompliziertesten Entwickelungsvorgängen unterlagen, nie andere als Kontaktbeziehungen zu einander aufweisen. Dieser ganze, scheinbar so innig verknüpfte, verworrene Komplex, dessen Elemente durch ihre dichte Vereinigung die kompakten Centralorgane herstellen, als peripherische Nervenfasern alle Teile des Körpers durchziehen, zerfällt im Lichte unserer neuen Anschauungen in eine Masse bestimmter selbständiger „Individuen" (Edinger), in die Nerveneinheiten.

Der Begriff der Nerveneinheit umfasst den wesentlichsten Inhalt der Ergebnisse, zu denen in den prinzipiell wichtigsten Punkten die neueren Forschungen geführt haben. Wenn die Lehre, die in diesem Worte ihren kurzen, prägnanten Ausdruck findet, die Thatsache, dass die Nervenzellen einschliesslich ihrer Fortsätze und deren Verästelung isolierte Monaden für sich bilden, natürlich stets mit den Namen der Männer verknüpft bleiben wird, die die neuen Anschauungen begründet haben, wie Cajal, His, v. Kölliker u. a., so darf nicht unerwähnt bleiben, dass Waldeyer es war, der in seinem kritischen Referate[1]) zuerst auf die „Nerveneinheit", als das Punctum saliens der neuen Aufklärungen über den Bau des Nervensystems mit Nachdruck hinwies; und thatsächlich geht die Popularität dieses Begriffes von der Waldeyer'schen Zusammenstellung aus. Die Betonung dieses Grundprinzips in den Strukturverhältnissen des Nervensystems ergab

[1]) W. Waldeyer, Über einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. Deutsche med. Wochenschr. 1891, Nr. 44 u. ff.

sich als ein überaus glücklicher Gedanke; denn nun war ein charakteristisches, das wesentlichste kennzeichnendes Schlagwort für die neue Lehre gefunden und ein solcher zusammenfassender Terminus ist nun einmal unumgänglich notwendig, um eine eine grössere Anzahl von Thatsachen umfassende Lehre in das Bewusstsein weiterer Kreise zu bringen, um ihr ein weiteres Fortschreiten zu ermöglichen.

Ein glücklicher Gedanke von Waldeyer war es auch, auf die Wichtigkeit des Begriffes der Nerveneinheit durch einen kurzen, bequemen griechischen Terminus technicus hinzuweisen. Waldeyer schlug zu diesem Zweck das Wort Neurōn vor, (*ὁ νευρών* der Neurōn, im Plural die Neurōne), eine Bezeichnung, dem der berechtigte Vorwurf freilich nicht erspart bleiben sollte (v. Kölliker), dass sie mehr einen Sammelpunkt vieler Nerven bedeuten würde als ein einzelnes Nervenelement. v. Kölliker nennt die Nerveneinheit (Handbuch 6. Aufl. Bd. II p. 1) „Neurodendron" oder „Neurodendridion" ein Wort, das insofern in der That viel vollkommener ist, als darin auch eine charakteristische Eigenschaft des Nervenelementes: die baumförmige Aufzweigung des Fortsatzes ihren Ausdruck findet; indessen scheint uns das Wort, so sehr wir es auch für uns Anatomen erhalten zu sehen wünschen, für den täglichen Sprachgebrauch etwas zu lang, namentlich wenn man bedenkt, dass die Lehre von den Nerveneinheiten, dank den Arbeiten von v. Leube, Strümpell, Goldscheider u. a., auch schon gewaltig in den eine bequeme Terminologie benötigenden medizinischen Sprachgebrauch einzudringen beginnt. Fast möchte es uns scheinen, als würde sich hier das alte Wort *νεῦρον*, als das zweckmässigste, bequemste darbieten. Neuron bedeutet allerdings im ursprünglichen Sinne: Sehne, und dann schon etwas übertragen: Nerv; indes dürfte man wohl diese kleine Begriffsverschiebung schon wagen, ohne Missverständnisse zu befürchten, denn merkwürdigerweise ist gerade dieses alte Stammwort ausserhalb Griechenlands, abgesehen von Zusammensetzungen, in der ursprünglichen nicht latinisierten Form unbenützt geblieben. Es würde also heissen: das Neuron, die Nerveneinheit, im Plural die Neuren („Neurenlehre"). Das Rauber'sche Wort[1]) „Neure" (*ἡ νευρά*) ist kurz und auch im altgriechischen Sprachgebrauch begründet, klingt aber gewiss nicht so ansprechend wie Neuron.

Im Grunde genommen freilich ist die Nerveneinheit nichts

---

1) A. Rauber, Lehrbuch der Anat. des Menschen, Bd. II, Abt. 2, Leipzig 1894. p. 281.

anderes als die modifizierte Nervenzelle selbst. Schäfer[1]) sieht daher keinen Grund, warum man nicht auch später, auch dann, wenn sich die verschiedenen Fortsätze an dem Neuroblasten angelegt und teilweise auch zu enormer Ausdehnung verlängert haben, das ganze nach wie vor einfach als Nervenzelle bezeichnen sollte. Er beruft sich dabei darauf, dass es sonst nicht herkömmlich ist, einem Zellgebilde, mag es sich in seinen einzelnen Teilen noch so kompliziert verändert haben, einen anderen Namen als Zelle beizulegen. Dieser Einwand kann freilich nicht als begründet gelten; wird doch eine Linsenfaser z. B. auch nicht als Zelle, sondern als Faser aufgefasst, ob sie gleich ihren Zellencharakter deutlich durch den Kern demonstriert u. s. w. Überdies liegen bei der Nerveneinheit eigenartige Verhältnisse vor, die sich nicht ohne weiteres mit Anderem vergleichen lassen. Nirgends sonst finden wir eine so enorme Verlängerung, eine so eingreifende innere Umgestaltung eines Zellenbestandteiles, und es ist daher ohne Frage gerechtfertigt, wenn man die Bezeichnung Zelle nur für das kernhaltige Protoplasmaklümpchen reserviert, und jenen umgewandelten Teil, die Faser, die ja ihre Selbständigkeit schon dadurch dokumentiert, dass sie allem Anscheine nach nicht von der Zelle her mit Ernährungssäften gespeist wird, sondern ihre Ernährung selbst an Ort und Stelle besorgt, als ein Zellenderivat auffasst und ihr demgemäss zur Unterscheidung von der eigentlichen Zelle ihren besonderen Namen belässt.

Nur bei der denkbar einfachsten Form des Neurons decken sich Nervenzelle und Nerveneinheit vollkommen: bei jenen Elementen, die eines Fortsatzes entbehren. Eine solch einfache Form ist durchaus nicht fiktiv. Alle Neuroblasten gehören bis zu dem Augenblicke, da sie einen Ausläufer aus sich hervorgehen lassen, in diese Kategorie; freilich ist dieses Stadium von äusserst kurzer Dauer, denn wahrscheinlich leitet sich schon fast im Momente der Entstehung eines Neuroblasten die Bildung des Fortsatzes an ihm ein. Aber auch später, in der definitiven Einrichtung treffen wir solche Elemente an, nicht etwa als „apolare Spinalganglienzellen", denn solche Zellen, wie oft sie auch beschrieben worden sind, existieren thatsächlich nicht, wohl aber an der Peripherie des Körpers als Sinnesepithelzellen, wie sie uns z. B. als Haarzellen im Gehörorgane, als Geschmackszellen in den umwallten Papillen der Zunge, als Stäbchenzellen in den Endknospen und Seiten-

---

[1]) E. A. Schäfer, The nerve cell considered as the basis of the neurology. Brain 1893, p. 134.

organen von Amphibien und Fischen entgegentreten. Alle diese Elemente haben, dies ist durch neuere Untersuchungen[1]) vollkommen sichergestellt, mit den Nervenfasern keinen direkten Zusammenhang, sie stellen kleine modifizierte fortsatzlose Epithelzellen dar und endigen an ihrem basalen Ende alle stumpf, ohne in einen Fortsatz auszulaufen. Gleichwohl geben sie sich durch ihr ganzes Aussehen, ihre charakteristische Farbenreaktion (namentlich der Golgi'schen Methode gegenüber), vor allem aber durch ihre typischen und konstanten Beziehungen zu den Nervenfasern sehr entschieden, wenigstens in funktioneller Hinsicht, als Nervenzellen kund, als Elemente, die schon durch eine eigenartige Beschaffenheit ihres Protoplasmas die Fähigkeit besitzen, auf gewisse äussere Reize hin in einen bestimmten Erregungszustand zu geraten. Hier liegen die möglichst einfachen Verhältnisse vor; ein Axon fehlt, und auch der Zellkörper bleibt von peripherischen Aufsplitterungen frei. An ihr basales Ende treten die Axone anderweitig gelegener Nervenzellen heran, und diese besorgen dann die Aufgabe, die sonst vom eigenen Fortsatze erfüllt wird: die Hinleitung der im Zellkörper aufgespeicherten Erregung an das Centrum. Vielleicht wäre es am einfachsten, auch einen Teil der Netzhautelemente dieser Gattung zuzuzählen, vor allem die Stäbchen und Zapfen, an denen doch der basale Abschnitt mehr den Eindruck eines verdünnten Zellteiles als den eines Fortsatzes macht.

Bei allen übrigen Nerveneinheiten lassen sich zwei Hauptteile unterscheiden: die eigentliche Nervenzelle (Neurocyt)

---

[1]) G. Retzius, Die Endigungsweise des Gehörnerven. Biolog. Unters. Neue Folge, III, Stockholm 1892, p. 29. — Derselbe: Weiteres über die Endigungsweise des Gehörnerven, Biol. Unters. Neue Folge, 5. Stockholm 1893, p. 35. — A. Van Gehuchten, Contribution à l'étude des Ganglions cérébrospinaux. La Cellule, t. VIII, 1892, p. 226. — A. Geberg. Über die Endigung des Gehörnerven in der Schnecke der Säugetiere, Anat. Anzeiger, Jahrg. VIII, 1892, p. 20. — M. v. Lenhossék, Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1894. Die Nervenendigungen in den Maculae und Cristae acusticae, p. 1.

M. v. Lenhossék, Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. Anat. Anz., Jahrg. VIII, 1893, p. 121. — Derselbe: Die Geschmacksknospen in den blattförmigen Papillen der Kaninchenzunge. Würzburg, Stahel. 1893. — G. Retzius, Die Nervenendigungen im Geschmacksorgan der Säugetiere und Amphibien. Biolog. Unters. Neue Folge IV, Stockholm 1892, p. 19. — C. Arnstein, Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 41, 1893, p. 195. — P. Jacques, Terminaisons nerveuses dans l'organe de la gustation. Paris 1894.

G. Retzius, Die Nervenendigungen in den Endknospen resp. Nervenhügeln der Fische und Amphibien. Biolog. Unters. N. F. IV, Stockholm 1892, p. 33.

und der aus ihr histogenetisch hervorgehende Nervenfortsatz, der Neuraxon oder einfach Axon (Kölliker), Neurit (Rauber). Das Schicksal dieses Fortsatzes kann verschieden sein: in dem einen Falle wächst er unter Bewahrung seiner Selbständigkeit zu einer richtigen Nervenfaser aus, in welchem Falle wir ihn als Inaxon oder als Inoneuriten (von ἴς, die Faser) bezeichnen, in dem anderen ist ihm ein anderes Los beschieden: gleich von seinem Ursprunge an fasert er sich fortschreitend zu einer unregelmässigen Verästelung auf, in der er sich auch endgültig erschöpft, wodurch er sich als Dendraxon (Dendroneurit) kennzeichnet. Man kann diese beiden Namen unbedenklich auch auf die betreffenden Zellen selbst übertragen, d. h. die Zellen der ersten Sorte Inaxonen, die der zweiten Sorte Dendraxonen nennen.

Bei den Inaxonen kann der eine Bestandteil, der Fortsatz multipel sein, und zwar kann diese Vermehrung dadurch zu stande kommen, dass sich der Fortsatz während seines Verlaufes noch lange vor seiner Endigung in zwei oder mehr gleichstarke Schenkel teilt (Schizaxonen), von denen jedem der Charakter einer richtigen Nervenfaser zukommt, jeder sein besonderes Endbäumchen bildet, oder sie kann darin begründet sein, dass von vornherein zwei oder mehr gesonderte Nervenfortsätze von der Zelle entspringen (Diaxonen, Polyaxonen). Ausgesprochene Diaxonen (Dineuriten) sind z. B. die Spinalganglienzellen bei Fischen. Polyaxonen treten uns am schönsten in den Visceralganglien des Sympathicus entgegen (Cajal, v. Kölliker). Aber diese beiden Formen sind in verschwindender Minorität gegenüber den typischen Monaxonen (Mononeuriten), sie stellen Ausnahmeformen vor; der eigentliche Typus einer Nerveneinheit ist in den Monaxonen gegeben.

Der Nervenfortsatz findet bei der einen wie bei der anderen Gattung stets ein freies Ende. Manchmal besteht dieses freie Ende in einer einfachen ungeteilten Spitze. Eine solche Endigungsweise scheint in manchen Vater'schen Körperchen vorzuliegen, so endigen nach einer Entdeckung von R. y Cajal die sogen. Parallelfasern der Molekularschicht der Kleinhirnrinde, d. h. die Nervenfortsätze der kleinen Körnerzellen; ein solch einfaches Ende finden die epidermogenen sensorischen Nerven des Regenwurms, die, von den Sinnesnervenzellen der Haut ausgehend, in das Bauchmark eindringen, um darin, allerdings nach gabelförmiger Spaltung in einen auf- und absteigenden Ast, verästelt oder nur ein wenig verzweigt innerhalb dessen Dendritengewirrs frei auszulaufen (Lenhossék, Retzius).

Diese einfache Art der Endigung bleibt aber in enormer Minderheit gegenüber der anderen Form, wo sich das Ende baumförmig verästelt, und damit tritt in die Bildung der Nerveneinheit ein drittes Element ein: das Endbäumchen oder der Endbusch, Telodendrion (Rauber).

Als einfachstes Beispiel zur Exemplifizierung eines Inaxons bietet sich die peripherische Sinnesnervenzelle dar, wie sie bei Wirbeltieren an einer einzigen Stelle: in der Riechschleimhaut erhalten ist, bei Wirbellosen aber in grösserer Ausdehnung vorkommt. Sie unterscheidet sich von der Sinnesepithelzelle durch den Besitz eines Fortsatzes. Der spindelförmige Zellkörper der Riechzelle z. B. geht unten einfach glatt in die Olfaktoriusfaser über, diese dringt, mit anderen ihresgleichen zu kleinen Bündelchen vereint, durch die Löcher der Siebplatte hindurch zur Hirnbasis hinauf, senkt sich in den Riechlappen ein, um sich darin unter Bildung der Glomeruli olfactorii zu ihrem Endbäumchen zu entfalten. Hier treten uns in ganz typischer Weise, ohne anderweitige Nebenanhänge, die drei Segmente des Neurons: Zelle, Faser und Endbäumchen entgegen.

Bei den meisten Zellen, insbesondere bei allen centralen Zellen, bleibt es freilich nicht bei diesem einfachen Typus. An die zwei ersten Glieder der Nerveneinheit schliessen sich als sekundäre Anhänge verästelte Nebenfortsätze an, an die Nervenzelle die Dendriten, die eigentlich nur den aufgefaserten Randpartien des Zellkörpers entsprechen, an den Fortsatz die Kollateralen oder Paraxonen (Paraneuriten), zarte Fädchen, die sich bald zu ebensolchen Bäumchen, wie wir sie an dem Fortsatz selbst sehen, zu Paradendrien aufzweigen. Alle diese Adnexa haben zwar eine weitgehende Verbreitung im Nervensystem, sind aber nicht als unentbehrliche Attribute der Nerveneinheit zu bezeichnen, denn ebenso, wie es einerseits adendritische Nervenzellen giebt (z. B. die Zellen der Spinalganglien, die schon angeführten Sinnesnervenzellen), so giebt es andererseits auch Inaxonen, deren Fortsatz der Kollateralen vollkommen entbehrt, wie z. B. sehr viele Ursprungszellen der vorderen Wurzeln, Optikusfasern, Olfaktoriusfasern u. s. w.

Auch bei den wirbellosen Tieren setzt sich das Nervensystem aus Neuren zusammen, auch dort besteht die Nerveneinheit aus jenen drei Gliedern. Der Unterschied gegenüber den Wirbeltieren besteht darin, dass einerseits hier adendritische Zellen in viel grösserem Umfange vorkommen, ja den eigentlichen Typus reprä-

sentieren, anderseits die Paraxonen als „Nebenfortsätze" eine viel grössere Bedeutung gewinnen.

Die Anordnung der Glieder der Einheiten, die Art und Weise, wie Zellen und Faseranteile sich gegenseitig und gegenüber den Gliedern anderer Einheiten räumlich verhalten, ihre Gruppierung und Schichtung bedingt den Bau des Nervensystems.

Als wesentlichstes von den drei Gliedern erscheint unzweifelhaft die Nervenzelle samt ihren Dendriten, das perzipierende und impulsive Element; Nervenfaser, Terminalverästelung und Seitenzweige stellen leitende Medien, Auswüchse des Zellkörpers dar, die dieser dem Bedürfnisse entsprechend entwickelt, zu nahe und entfernt von ihm gelegenen Elementen Beziehungen einzugehen: andere Nervenzellen zu umspinnen, in sensible Endbezirke hineinzuragen oder sich an kontraktile Elemente anzulöten. Diese Beziehungen bestehen stets in einem innigen Kontakt. Darin liegt ein wichtiges Organisationsgesetz, nicht nur für die höheren Lebewesen, sondern auch für die wirbellosen Tiere, bis zu der Lebensstufe hinunter, wo die erste Nervenzelle und Nervenfaser in die Erscheinung tritt.

2. Zur Physiologie des Neurons.

Wenn wir absehen von der produktiven Thätigkeit, die die Nervenzelle im Neuroblastenstadium entfaltet und die zur Bildung der Fortsätze führt, so ist die erste Funktion, die der Nerveneinheit zukommt, die Selbsterhaltung, die Aufnahme und Assimilation von Nahrungsstoffen. Sie erfolgt bei der Nervenzelle nicht anders als bei allen anderen Zellgebilden des Organismus, nämlich einerseits durch Aufnahme flüssigen, indirekt dem Blute entstammenden, als Lymphe die Zelle und ihre Fortsätze umspülenden Nährmaterials und durch dessen Assimilation, und andererseits durch Abgabe der verbrauchten Bestandteile gleichfalls im flüssigen Zustande. Dieser nutritive Austausch vollzieht sich durch Vermittelung der Oberfläche des Zellkörpers und ist daher bei den Nervenzellen in ausserordentlicher Weise befördert durch die enorme Oberflächenvergrösserung, die sie durch ihre Dendriten erfahren (Schiefferdecker[1]) u. A.). Berücksichtigt man, dass bei vielen Nervenzellen die Dendriten eine solche Ausdehnung gewinnen, dass eine eigentliche Zellkörperoberfläche gar nicht besteht, diese

1) P. Schiefferdecker und A. Kossel, Gewebelehre, II. Bd. 1891, p. 180

vielmehr ganz in die Bildung der Dendriten aufgegangen erscheint, die resorbierende Fläche also ganz diesen Fortsätzen angehört, so wird man es berechtigt finden, wenn man die Dendriten in einem gewissen Sinne als Nutritionsorgane der Nervenzelle auffasst. Man kann sich kaum eine genaue Vorstellung darüber bilden, um wie viel bei einer Rückenmarkszelle etwa oder einer Purkinje'schen Zelle die Ausdehnung der Oberfläche durch die Dendriten vergrössert ist, sicherlich um das Hundertfache oder noch darüber. Ist es nun auch nicht wahrscheinlich, dass die Aufnahme der Nährsäfte in das Zellprotoplasma einfach proportional der Oberfläche vor sich geht, muss vielmehr auch angenommen werden, dass darauf noch andere Momente von Einfluss sein mögen, die Masse der unter der Oberfläche gelegenen Protoplasmaschicht u. s. w., so wird doch der fördernde Einfluss der fein verteilten Anordnung des peripherischen Protoplasmas auf die Nutritionsvorgänge nicht bezweifelt werden können.

Eine andere Frage ist aber, ob die Bedeutung der Dendriten ausschliesslich im Bereich der Ernährung liege, wie es eine Hypothese Golgi's besagt. Wir wollen auf diese Frage gleich wieder zurückkommen, aber schon hier mag vorweg gesagt werden, dass uns eine solche Ansicht, als allgemeines Gesetz ausgesprochen, dem Sachverhalte nicht zu entsprechen scheint. Auch möchten wir entschieden Stellung nehmen gegen die Vorstellung, die sich Golgi von der Art und Weise, wie die Dendriten ihre nutritive Funktion besorgen, gebildet hatte. Golgi gab an, dass die Dendriten sich mit ihren Enden an die Blutgefässe wie Haftwurzeln anlegen und so speziell durch ihre Spitzen das ernährende Plasma an den Zellkörper heransaugen. Ich kann es nicht glauben, dass Golgi selbst heute noch an dieser Behauptung festhält. Ich habe während meiner Studien, rund herausgesagt, nie etwas Derartiges finden können. Ich sah vielmehr die Dendriten überall ausser aller Beziehung stehen zu den Blutgefässen, sah sie zu einer Periode erscheinen, wo das Mark noch vollkommen gefässlos ist, und fand, dass wenn die Blutgefässe in das Centralorgan hineinwachsen, dies nicht den geringsten Einfluss auf die Ausbreitungsweise der Dendriten hat. Es liegt kein Grund vor, gerade den Endspitzen der Dendriten eine besondere Bedeutung für die Ernährung der Zelle zuzuschieben; alles spricht vielmehr dafür, dass die Dendriten in ihrer Eigenschaft als vorgebuchtete Zellenoberfläche an allen Punkten ihrer Ausdehnung in gleicher Weise zur Resorption der Ernährungssäfte geeignet sind, an ihrer Basis so gut, wie an

ihrer Spitze. Es soll nicht geleugnet werden, dass ein Säftestrom in den Dendriten in der Richtung gegen den Zellkörper, ein Heransaugen von Nährmaterial aus den Dendriten in das massig angesammelte nahrungsbedürftige Zellplasma, thatsächlich besteht, aber es kann nicht fraglich sein, dass dieser Strom ebensogut von den Endstücken, wie von den der Zelle näher gelegenen Abschnitten, ja gewiss ausnahmslos von einem jeden Punkte der Dendriten ausgeht. Auch ist es sicher, dass jene Säfte nicht direkt aus dem Blute bezogen werden, wie es aus jener Hypothese folgt, sondern aus der mit stets erneuertem Blutplasma gesättigten lymphatischen Flüssigkeit, die die Centralorgane durchtränkt und alle Lücken zwischen den zartesten Verästelungen der Nervenelemente ausfüllt. Freilich kann mit Recht angenommen werden, dass der Gehalt dieses Serums an Nährmaterial nicht an allen Stellen des Gehirns und Rückenmarkes sich gleich bleibe, sondern dass er in den Ansammlungen von Nervenzellen, in der grauen Substanz, die wir ja von einem so reichen Netz von Blutgefässen durchsponnen sehen, entsprechend dem regen Stoffwechsel der Nervenzellen wesentlich gesteigert sei, dass hier ein reichlicherer Zutritt von Plasma aus den Gefässen, eine lebhaftere Cirkulation der Säfte bestehe.

Eine besondere Betrachtung erfordert der Ernährungsmodus des zweiten Hauptabschnittes der Nerveneinheit, der Nervenfaser und speziell der peripherischen Faser. Es kann wohl als ausgeschlossen gelten, dass der peripherische Achsencylinder das Material zu seiner Ernährung irgendwie von seiner Ursprungszelle her beziehe. Dies ist von der Hand zu weisen, nicht nur wegen der enormen Entfernung eines grossen Teiles seines Verlaufes von der Zelle, sondern schon aus dem Grunde, weil der Weg der Ernährung bei den Zellen im allgemeinen von der Peripherie des Zellkörpers, von der Oberfläche her gegen das Centrum hin gedacht werden muss (in dem oben bei den Dendriten dargelegten Sinne), also bei den peripherischen Fasern, die entwickelungsgeschichtlich noch immer als peripherische Bestandteile der Zelle zu gelten haben, in cellipetaler Richtung. Schon die starken eigenen Blutgefässe der Nervenbündel weisen sehr entschieden auf eine autochthone Ernährung ihrer Fasern hin, dasselbe ergeben die klinischen Erfahrungen, indem bei peripherischer Embolie oder Thrombose Anästhesie und Lähmung, also Funktionsstörungen der Nerven des betreffenden Gliedes bestehen. Hier ist die zuerst von Ranvier begründete, jetzt wohl allgemein angenommene Ansicht

einzureihen, dass bei den markhaltigen Nervenfasern die Stelle der Ranvier'schen Einschnürung der Punkt ist, wo die Ernährungssäfte an den in den interannulären Segmenten von der undurchdringlichen Markscheide umschlossenen, unzugänglichen Achsencylinder herantreten können.

Wenn so auf der einen Seite die Thatsache gesichert ist, dass die Bezugsquelle der peripherischen Nervenfasern für ihre Ernährung nicht in dem von ihr weit weg gelegenen histogenetischen Centrum, sondern in ihrer unmittelbaren Umgebung gegeben ist, so ist damit noch durchaus nicht gesagt, dass dieses Centrum für ihre Ernährung auch vollkommen belanglos sei. Dies führt uns zur Besprechung des sogenannten trophischen Einflusses, den die Nervenzelle auf ihre Faser ausübt.

Diese Betrachtung wird am besten ausgehen von einem konkreten Beispiel. Wird wo immer eine Nervenfaser in ihrer Kontinuität dauernd unterbrochen, so erscheint in ihr nicht nur die Leitung des Erregungszustandes sofort aufgehoben, sondern es stellt sich auch nach einiger Zeit in demjenigen Stumpf, der von der Ursprungszelle durch die Läsion abgetrennt ist, eine Entartung ein, die an der Stelle der Kontinuitätsunterbrechung beginnend, von hier aus allmählich in der Richtung gegen das Telodendrion fortschreitet und schliesslich zum Untergange des ganzen von dem Centrum abgelösten Stückes führt. Der centrale Stumpf bleibt zunächst intakt. Die Kenntnis dieser sog. „absteigenden" oder cellulifugalen (cellifugalen) Degeneration verdanken wir Waller[1]); sie ist seitdem zur Geltung eines durchgreifenden Gesetzes gelangt. Es ist dabei, wie schon Waller's Versuche zeigten, einerlei, ob es sich um einen motorischen oder sensibeln Nerven handelt; also einerlei, ob die Leitung in der durchtrennten Faser cellifugal oder cellipetal vor sich gegangen war; stets befolgt die Degeneration die genannte Richtung. Wird ein motorischer Nerv durchschnitten, so degeneriert er, wie das Waller's Versuche zeigten, bis zum Muskel, wird ein sensibler Nerv durchtrennt, so entartet er bis zur Peripherie. Durch-

---

1) Waller, Examen des altérations qui ont lieu dans les filets d'origine du nerf pneumogastrique et des nerfs rachidiens par suite de la section de ces nerfs au-dessus de leurs ganglions. Comptes rendus, 1852, p. 842. — Derselbe: Nouvelles recherches sur la régeneration des fibres nerveuses. Comptes rendus 1852, p. 675. — Derselbe: Sur la réproduction des nerfs et sur la structure et les functions des ganglions spinaux. Müller's Archiv, 1852, p. 392.

schneidung der hinteren Wurzel zwischen Ganglion und Mark bedingt einen Untergang des centralen Stumpfes und seiner intramedullaren Fortsetzung, der Hinterstränge.

Der einfachste Schluss, der sich aus diesen Erfahrungen ergiebt und der schon von Waller gezogen wurde, ist der, dass die Verbindung mit der Nervenzelle unentbehrlich ist für die Integrität der Nervenfaser, dass das noch so reichliche Zuströmen von Nährmaterial aus der unmittelbaren Umgebung zur Erhaltung des Achsencylinders an sich nicht genügt, sondern dass es zur Verwertung dieses Nährmaterials noch eines gewissen Einflusses von der Ursprungszelle her bedarf.

Die Thatsache selbst kann uns nicht Wunder nehmen, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass das peripherische Axon, mag sein Ende vom Gehirn oder Rückenmark noch so weit hinaus verlagert sein, vermöge seines cellulären Ursprunges doch noch immer Bestandteil einer Zelle ist und als solcher in seiner Existenz in demselben Abhängigkeitsverhältnis zu dem eigentlichen Zellkörper steht, wie bei jeder anderen Zelle Teile des Protoplasmas zu dem Ganzen (Flechsig, Forel, Goldscheider), wie etwa die Pseudopodien einer Amöbe zu dem Zellkörper. Man kann die Nerveneinheit als einen kleinen Organismus auffassen, in dem für einen jeden Teil die Solidarität in der Verbindung mit dem Ganzen eine Existenzbedingung ist, bei dem kein Teil von dem Ganzen losgetrennt dauernd ein Einzeldasein führen kann. Manche, wie z. B. Schäfer (a. a. O.), Strümpell, erblicken im Zellkern den eigentlichen trophischen Faktor der Zelle, wofür von Schäfer die Versuche von Hofer[1]) geltend gemacht werden, der bei etwas ungleichmässiger Halbierung von Amöben den kernhaltigen Teil weiterleben, den kernlosen nach einiger Zeit vermutlich wegen mangelhafter Ernährung zu Grunde gehen sah. Aber diese Betrachtungen machen zwar die Thatsache der trophischen Zellfunktionen plausibel, geben aber noch keine Erklärung für die Frage, an welchen realen Mechanismus jener nutritive Einfluss des Zellkörpers auf seine Anhänge geknüpft ist. Der einzige Versuch einer eigentlichen Lösung dieses Problems ist, soviel mir bekannt, von Goldscheider[2]) unternommen worden.

---

[1]) Bekannter noch als die Versuche von Hofer dürften die analogen Experimente von Nussbaum, A. Gruber und Balbiani sein.

[2]) A. Goldscheider, Zur allgemeinen Pathologie des Nervensystems. I. Über die Lehre von den trophischen Centren. Berliner klinische Wochenschrift. 31. Jahrg. 1894, p. 421.

Goldscheider nimmt einen wirklichen Transport irgend einer Substanz von der Zelle her in den Fortsatz bis in seine entlegensten Teile an, einer Substanz, die erst, wie ein Ferment wirkend, die Faser in den Stand setze, das von ihr an Ort und Stelle aufgenommene Nährmaterial in geeigneter Weise zu assimilieren. Diese Auffassung hat jedenfalls das Verdienst, dass sie eine wenn auch durchaus nur hypothetische, aber doch wenigstens vorstellbare Idee von dem realen Geschehen bei jenem trophischen Einflusse ermöglicht. Aber ich möchte es dahin gestellt sein lassen, ob man statt der Annahme einer derartigen Substanzverlagerung nach der Peripherie hin nicht einfach mit einer Art von Erregung auskommen könnte, die von der Zelle, speziell vielleicht vom Kern ausgehend den Nervenfortsatz beständig durchströmte und in ihm durch einen Vorgang, den man mit der Elektrolyse vergleichen könnte, einen zur Assimilation der nutritiven Säfte geeigneten chemischen Zustand immer wieder hervorriefe.

(Die Erfahrungen der Pathologie berechtigen zu dem Schlusse Erb, Strümpell, Schultze, Goldscheider), dass die nutritive Wirkung der Nervenzelle nicht allen Punkten der als Fortsatz aus ihr entspringenden peripherischen Nervenfaser in gleichem Masse zu gute kommt, sondern dass je entfernter ein Punkt vom Zellkörper liegt, desto schwächer jener Einfluss auf ihn einwirkt. Strümpell[1]) war es namentlich, der diese Auffassung begründet und für die Pathologie verwertet hat. Eine Reihe von pathologischen Erscheinungen finden im Lichte dieser Betrachtungsweise ihre bequeme Erklärung, so z. B. die Thatsache, dass leichtern toxischen Lähmungen (z. B. durch Blei, Alkohol, durch die Toxine der Infektionskrankheiten) immer „peripherisch-neuritische“ Vorgänge zu Grunde liegen, d. h. degenerative Atrophien des von dem nutritiven Centrum, dem Zellkörper am entferntesten liegenden und infolge dessen am wenigsten widerstandsfähigen Fortsatzabschnittes, während die motorischen Zellen selbst nur bei den Erkrankungen höchsten Grades mitbetroffen sind. In diesem Falle, müsste man annehmen, wirkt das Gift direkt auf die Faserenden ein. In einer anderen Weise, wenn auch gleichfalls auf dem Boden der in Rede stehenden Anschauung, lässt sich die vor einer Reihe von Jahren von Strümpell nachgewiesene Thatsache erklären, dass bei der primären Degeneration der seit-

---

[1]) A. Strümpell, Zur Lehre von der progressiven Muskelatrophie. Deutsche Zeitschrift f. Nervenheilkunde. Bd. 3, 1893, p. 499. Strümpell hat diese Hypothese schon in früheren Arbeiten aufgestellt.

lichen Pyramidenbahn gerade umgekehrt als bei der sekundären, der degenerative Vorgang unten im Rückenmark, also am Endpunkte der Bahn beginnt und, sich von hier aus in aufsteigender Richtung weiter erstreckend, oft schon in der Oblongata Halt macht. Hier muss es sich um eine primäre, leichte, mit unseren bisherigen Hilfsmitteln kaum nachweisbare Alteration der kortikalen Pyramidenzelle handeln, wodurch sie in der trophischen Unterstützung, die sie ihrem als Pyramidenfaser durch Hirn- und Rückenmark absteigenden Axon zu Teil werden lässt, beeinträchtigt wird. Am frühesten werden nun unter der mangelhaften Ernährung dem gesagten gemäss das Endbäumchen sowie die von dem Zellkörper entferntesten Provinzen leiden, von hier aus wird sich die Degeneration, mit Zunahme der centralen Erkrankung und der damit verbundenen Abschwächung der Nutritionskraft, in cellulipetaler Richtung fortpflanzen.

Vor der Hand noch nicht zu entscheiden ist die Frage, warum nach der Angabe mehrerer Forscher wie Erb, Tizzoni, v. Büngner, Neumann, bei totaler Abtrennung eines Nervenstückes die Degeneration nicht auf einmal das ganze abgelöste Segment ergreift, sondern von der Durchtrennungsstelle her in absteigender Richtung allmählich vor sich geht. Ströbe (a. a. O. p. 237) tritt freilich sehr energisch für einen gleichzeitigen gleichmässigen Zerfall des ganzen peripherischen Stückes ein. Der Zerfall der Markscheide kann natürlich mit dem Ausfall der trophischen Zellfunktion nichts zu thun haben, er muss vielmehr als sekundäre, durch den Reiz des entartenden Achsencylinders hervorgerufene Erscheinung aufgefasst werden.

Aber wenn es einerseits feststeht, dass die Zelle die Nutritionsvorgänge ihres Fortsatzes wenn auch nicht direkt vermittelt, so doch durch einen unentbehrlichen materiellen oder kinetischen Beitrag beherrscht und erst ermöglicht, so ist es anderseits durch neuere Erfahrungen sichergestellt, dass auch sie selbst in ihrem normalen Fortbestand von dem Zustande des Fortsatzes nicht unabhängig ist, dass sowohl ein dauernder Untergang, wie auch schon krankhafte Veränderungen des Axons auf sie selbst in nachteiligem Sinne zurückwirken und in ihr schliesslich eine vollkommene Entartung hervorrufen können.

Die Hauptstütze dieser Lehre bilden die Beobachtungen, die man am Rückenmarke von Amputierten gemacht hat. Alle Beobachter, mit Ausnahme von Friedländer und Krause, stimmen darin überein, dass an den grossen Vorderhornzellen

Amputierter nach einiger Zeit regressive Erscheinungen auftreten, die schliesslich immer zu einer starken Atrophie, vielleicht auch zu einem vollkommenen Schwunde führen. Die Belege dafür findet man namentlich in der letzten einschlägigen Publikation, in der sorgfältigen Arbeit von Marinesco[1]). Desgleichen degenerieren auch die vorderen Wurzeln (Redlich[2]). Aber auch in den Hintersträngen, d. h. in den intramedullaren Fortsetzungen der hinteren Wurzeln bleiben regressive Veränderungen nicht aus; allmählich stellt sich in ihnen eine reguläre aufsteigende Degeneration ein, wie das gleichzeitig mit Marinesco P. Marie[3]) und Pellini[4]) sehr bestimmt nachgewiesen haben.

Wie ist dies nun möglich? Nach dem Waller'schen Gesetz liegt das Ernährungscentrum für jede Nerveneinheit in der Nervenzelle; solange der Zusammenhang der Faser mit dieser nicht aufgehoben ist, sollte sie bei sonst normalen lokalen Stoffwechselbedingungen nicht atrophieren. Die Abtrennung eines Faserstückes müsste wohl verhängnisvoll sein für das abgetrennte Stück, nicht aber für die Nervenzelle und den mit ihr noch zusammenhängenden Faserstumpf.

Marinesco hat zur Erklärung dieser Erscheinungen eine Hypothese aufgestellt, der sich auch im wesentlichen Goldscheider (a. a. O.) angeschlossen hat. Die beiden Neurologen nehmen an, dass die trophische Wirkung der Nervenzelle keine ganz automatische Thätigkeit sei, sondern nur dann gehörig vor sich gehen könne, wenn die Zelle in normaler Weise von Erregungen, die von der Peripherie herkommen, durchströmt ist; diese erst regulieren ihre trophische Thätigkeit. Nach der Amputation einer Extremität leidet nach Marinesco vorerst die Spinalganglienzelle infolge des Ausfalls einer so ansehnlichen von der Peripherie her früher auf sie einwirkenden Reizmenge. Ihre Veränderungen (die aber anatomisch kaum nachweisbar sind) wirken cellifugal auf ihren medullaren Ausläufer fort und führen als Folgeerscheinung die Hinterstrangdegeneration herbei. Aber auch die motorischen Zellen werden ihre Integrität und damit auch ihren Einfluss auf den Stoffwechsel ihres Fortsatzes einbüssen,

---

1) G. Marinesco, Über Veränderung der Nerven und des Rückenmarkes nach Amputationen. Neurologisches Centralbl. 1892, p. 463.

2) E. Redlich, Zur Kenntnis der Rückenmarksveränderungen nach Amputationen. Centralbl. f. Nervenheilkunde, Jahrg. XVI, 1893, p. 1.

3) P. Marie, Leçon sur les maladies de la moëlle, Paris 1892, p. 75.

4) Pellini, Sulla modificazione che avengano nel midollo spinale degli amputati, Rivista sperim. di freniatria, 1892.

denn nun bleiben alle die Reize aus, die von der Gliedmasse her vor der Amputation reflektorisch auf sie eingewirkt und sie beständig zu ihrer trophischen Funktion angeregt hatten.

Aber diese Erklärung, so sehr sie auch auf den speziellen Fall der Amputationsveränderungen des Rückenmarkes zu passen scheint, ist unzureichend, wenn es sich darum handelt, eine Anzahl anderweitiger, hier gleichfalls beachtenswerter Erfahrungen verständlich zu machen, und wird wohl einer Theorie weichen müssen, die gleichmässig allen Erscheinungen gerecht wird. Die Thatsachen, mit denen die geschilderte Auffassung nicht in Einklang zu bringen ist, bestehen in den Beobachtungen, die man über die „aufsteigende Degeneration“[1]) motorischer Nerven bei peripherischer Verletzung derselben gemacht hat. Die wichtigsten einschlägigen Beobachtungen stammen von Forel[2]), Darkschewitsch[3]), Bregmann[4]), C. Mayer[5]), Nissl[6]).

---

[1]) Ich ergreife hier die Gelegenheit, auf den Übelstand hinzuweisen, der in der inkonsequenten Benützung der Ausdrücke „auf- und absteigende Degeneration“ liegt. In der ursprünglichen Anwendung wurden diese Ausdrücke nur für die sekundäre Degeneration der Rückenmarksstränge benützt, wobei für ihre Wahl nur die Richtung massgebend war, in der sich innerhalb des Rückenmarkes der Prozess fortpflanzt. Neuerdings aber, namentlich seit dem Eindringen des Neuronbegriffes in den neurologisch-klinischen Gedankenkreis, hat man sich daran gewöhnt, daneben auch noch ganz was anderes mit dem Namen „aufsteigende Degeneration“ zu bezeichnen: nämlich alle diejenigen Degenerationen, bei denen der Vorgang in der Faser in der Richtung nach ihrer Ursprungszelle hin fortschreitet, sie möge liegen wo sie wolle. Diese Promiscuität aber kann zu argen Verwechsluugen Veranlassung geben, namentlich im Bereich der sensibeln Bahnen des Rückenmarkes, wo das Aufsteigen in dem einen Sinne ein Absteigen in dem anderen ist. Ich möchte daher vorschlagen, eine Degeneration cellulipetal, oder noch besser cellipetal zu nennen, wenn sie von dem Endbäumchen gegen die Ursprungszelle hin geht, und cellulifugal, oder cellifugal, wenn sie die entgegengesetzte Richtung einschlägt.

[2]) A. Forel, Einige hirnanatomische Betrachtungen und ihre Ergebnisse. Archiv f. Psychiatrie, Bd. XVIII. 1886, p. 191. — Derselbe: Über das Verhältnis der experimentellen Atrophie und Degenerationsmethode z. Anat. u. Histol. d Centralnervensystems. Züricher Festschrift f. Nägeli und Kölliker. Zürich 1891.

[3]) L. Darkschewitsch, Über die Veränderungen in dem centralen Abschnitt eines motorischen Nerven bei Verletzung des peripherischen Abschnittes. Neurol. Centralblatt, Jahrg. 1892, p. 658.

[4]) E. Bregmann, Über experimentelle aufsteigende Degeneration motorischer und sensibler Hirnnerven. Arbeiten aus dem Institut f. Anatomie u. Phys. d. Centralnervensystems a. d. Wiener Univ. 1892, p. 73.

[5]) C. Mayer, Beitrag zur Kenntnis der aufsteigenden Degeneration motorischer Hirnnerven. Jahrbücher für Psychiatrie, Bd. XII.

[6]) F. Nissl, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, Jahrg. 1891.

Namentlich sind die Untersuchungen von Bregmann und Nissl in Betracht zu ziehen, da sie mit Benützung der neuesten histologischen Methoden angestellt wurden und sich gegenseitig in ihren Ergebnissen ergänzen. Können schon die regressiven Veränderungen, die nach Amputation ganzer Gliedmassen in den motorischen Zellen des Rückenmarkes allmählich Platz greifen, auf dem Boden der Waller'schen Lehre nicht ihre Erklärung finden, so kann dies noch viel weniger der Fall sein mit der Erscheinung, dass sowie die Verbindung eines motorischen Nerven mit seinem Muskel völlig aufgehoben wird, sei es durch einfache Durchschneidung desselben, sei es durch Herausreissen oder Excision eines längeren Nervenstückes, nicht nur, wie das Waller nachgewiesen hat, eine stürmische augenfällige Degeneration des abgetrennten Nervenstückes besiegelt ist, sondern sich auch in kürzester Zeit sowohl in der centralen Zelle, wie auch in dem proximalen Faserabschnitt gewisse regressive Veränderungen einstellen. Diese Alterationen sind aber in der ersten Zeit so unscheinbarer Natur, dass es der verfeinerten Untersuchungsmethoden unserer Tage bedurfte, um sie festzustellen; Waller und vielen seiner Nachfolger waren sie entgangen. Die ausserordentlich genaue Kenntnis des normalen Gefüges der Nervenzellen, die vollkommene Beherrschung einer histologischen Methode, die die geringsten Veränderungen dieser Struktur an den Tag zu bringen geeignet ist, setzte Nissl in den Stand, nachzuweisen, dass schon einige Tage nach der Durchschneidung des N. facialis seine Ursprungszellen in der Medulla oblongata krankhafte Umwandlungen erfahren. Sie äussern sich nach Nissl hauptsächlich in einem feinkörnigen Zerfall und einer Rarefaktion der weiter unten ausführlich zu beschreibenden chromophilen Plasmaschollen, wobei der Kern die Tendenz zeigt, ganz an die Peripherie der Zelle zu rücken. Es mag hier gleich darauf hingewiesen werden, dass wir in der Möglichkeit, solche histologisch nachweisbare Veränderungen an den motorischen Zellen experimentell hervorzurufen, ein ausgezeichnetes Mittel haben, um die zu den einzelnen Zweigen eines motorischen Nerven gehörigen centralen Ursprungszellen zu lokalisieren; hier steht der anatomischen Forschung ein vielversprechendes, dankbares Feld offen[1]. — Das weitere Schicksal nun der angegriffenen motorischen

[1] Vergl. Fr. Nissl, Eine neue Untersuchungsmethode des Centralorgans speziell zur Feststellung der Lokalisation der Nervenzellen. Centralblatt f. Nervenheilkunde u. Psychiatrie, Bd. XVII, p. 337.

Zellen wird davon abhängen, ob eine Restitution der Nerven in funktioneller und anatomischer Hinsicht an der Peripheric eintritt oder nicht. Gewinnt der durchschnittene Nerv vermöge des regenerativen Vorwachsens seiner durchtrennten Achsencylinder frische Kontaktpunkte mit seinem Muskel, so erholen sich auch die centralen Zellen wieder; Nissl fand beim Kaninchen am 50.—60. Tage nach der Untersuchung die Zellen wieder in einem solchen Zustande, dass ihre Unterscheidung von gesunden Zellen für den Ungeübten Schwierigkeiten bereitet haben würde. Wird der motorische Nerv aber durch Excision eines längeren Stückes dauernd funktionsunfähig gemacht, so fallen die Zellen einem vollkommenen Schwunde anheim. Forel hat davon namentlich nach einer Präparatenreihe, die von Mayser angefertigt worden ist, äusserst überzeugende Bilder gegeben. Es wurde hier an einem erwachsenen Kaninchen der N. hypoglossus mit Erfolg exstirpiert. Nachdem das Tier einige Zeit darnach getötet worden war, zeigte sich bei der Untersuchung der Medulla oblongata, dass auf der Operationsseite alle Nervenzellen des Hypoglossuskerns spurlos dem Untergang anheimgefallen waren.

Hand in Hand mit diesen Zellenveränderungen müssen sich aber stellenweise auch in den von den betreffenden Zellen entspringenden Nervenfasern, d. h. in dem centralen Nervenstück degenerative Vorgänge einleiten, infolge der nun verringerten trophischen Energie des Zellkörpers. Diese Veränderungen hat am genauesten Bregmann verfolgt. Er hatte bei Kaninchen an verschiedenen Hirnnerven, dem Facialis, Trigeminus, an den Augenmuskelnerven ein grösseres Stück herausgeschnitten und nachdem einige Zeit verflossen war, das Gehirn des Tieres mit der Marchi'schen Methode untersucht. Stets fand sich das intracerebrale Stück des betreffenden Nerven in regressivem Zustande. So erschienen z. B. die Wurzelfasern des N. facialis schon am 20. Tage vollkommen degeneriert. Bregmann sprach die allem Anscheine nach zutreffende Ansicht aus, dass diese Erscheinung ein Folgezustand der Zellveränderungen darstelle; dies ist richtig, wenn aber Bregmann auf Grund seiner Befunde am N. facialis annimmt, dass der Zerfall der Faser stets von der Zelle aus cellulifugal fortschreite, so meine ich, dass dieser Punkt noch einer genaueren Untersuchung bedarf. Denn a priori sollte man das gerade Gegenteil für wahrscheinlich halten, nämlich annehmen, dass die Degeneration an dem vom Zellkörper entferntesten und daher durch die trophische Zellfunktion am schwächsten er-

reichten Punkt, d. h. an der Durchschnittsstelle beginne und sich von hier aus aufsteigend der Zelle nähere.

Es ist nicht leicht, diese Entartungserscheinungen in der centralen Ursprungszelle und dem centralen Stumpfe mit der Thatsache des regenerativen Vorwachsens der durchschnittenen Faser in Einklang zu bringen. Wenn, wie Nissl gezeigt hat, diese Veränderungen an den Zellen, auch wenn der Nerv direkt an der Peripherie einfach durchschnitten wurde, nie ausbleiben, Veränderungen, die, wie sie Nissl auffasst, nicht etwa nur auf einen besonderen normal-physiologischen Zustand der Zelle bezogen werden dürfen, sondern entschieden regressiver Natur sind, so ist es nicht leicht einzusehen, wieso die peripherische Nervenfaser bei der allmählichen Dekadenz ihrer Ernährungsbedingungen noch die Energie zu einer produktiven Thätigkeit finden könne. Der Widerspruch, der hier zu Tage tritt, muss meiner Ansicht nach unabweislich zur Annahme führen, dass jene Zellveränderungen, mögen sie anatomisch noch so deutlich ausgeprägt sein, in funktioneller Hinsicht in der ersten Zeit nicht eingreifend genug sind, um die trophische Aktion der Zelle zu beeinträchtigen. Gelingt es nun der vordringenden Faserspitze, in ihrem Wachstum den Anschluss an ihr Endorgan wieder zu finden, so wirken die nunmehr die Zelle und ihren Fortsatz von neuem durchströmenden normalen Erregungszustände heilsam auf den Zustand der Zelle zurück: sie erholt sich nun. Ist aber die Faser in ihrem Wachstum gehemmt, sei es dass sie auf die Barrikade eines Narbengewebes stösst, sei es dass der andere Stumpf von ihr zu weit weg liegt, um auf sie, wie es notwendig zu sein scheint, seinen richtenden und vielleicht auch anziehenden Einfluss auszuüben, mit anderen Worten: ist die Kontignität der Nervenfaser mit dem Endorgan unheilbar aufgehoben, so geht die Degeneration der Zelle im Centralorgan unbehindert ihren Weg und erreicht bald einen solchen Grad, dass nun auch ihre nutritive Funktion eine schwere Schädigung erfährt: jetzt erst wird auch die Nervenfaser von der Degeneration ergriffen.

Es würde demnach der Unterschied zwischen der Degeneration des peripherischen Nervenstückes einerseits und des centralen andererseits bei der Durchtrennung eines Nerven darin liegen, dass der peripherische Teil sofort degeneriert, der centrale erst einige Zeit später, der peripherische infolge der plötzlichen totalen Abtrennung von seinem trophischen Centrum, der centrale infolge des sich allmählich einstellenden Verfalles dieses Centrums. Mit

dieser Auffassung harmoniert aufs schönste die Thatsache, dass von allen denjenigen Beobachtern, die die histologischen Vorgänge bei der Nervendegeneration nach Durchschneidung geprüft haben, kein einziger an dem centralen Stumpfe eingreifendere, weitergehende Degenerationserscheinungen nachweisen konnte; fanden sich auch in der Nähe der Läsion im centralen Stück manchmal Veränderungen, so schienen sie stets an der nächsten oder zweitnächsten Ranvier'schen Einschnürung Halt zu machen und mehr nur eine lokale Folge der mechanischen Misshandlung zu sein. Auch hat unsere Anschauungsweise den Vorzug, dass sie die Geltung des Waller'schen Lehrsatzes vollkommen unberührt lässt.

Ich habe in den vorstehenden Erklärungsversuch einen Ausdruck eingeflochten, aus dem der aufmerksame Leser schon entnommen haben wird, welchen Standpunkt ich in der Frage einnehme, auf welches Moment die so rasch eintretenden Veränderungen der centralen Nervenzellen nach der Durchschneidung der peripherischen Faser zurückzuführen seien. Forel (Einige hirnanatomische Beobachtungen etc. p. 176) hat sich hier mit einer Erklärung beholfen, die, meiner Ansicht nach, einerseits keinen erschöpfenden realen Aufschluss in sich schliesst, anderseits aber auch mit einigem, was die neuesten Erfahrungen lehren, nicht ganz in Einklang steht. Forel geht von der vollkommen richtigen Auffassung aus, dass die Nervenzelle mit ihrer Faser einen in sich zusammenhängenden Organismus darstellt, bei dem ein jeder Teil in Bezug auf seine Ernährung in Abhängigkeitsverhältnis zu den anderen steht, nicht nur die Faser zur Zelle, sondern auch umgekehrt, die Zelle zur Faser. Nicht ganz haltbar sind aber die weiteren Ausführungen Forel's. Er legt nun weiterhin, im Anschluss an die Erfahrungen an wirklichen Organismen, den Schwerpunkt darauf, wie viel von der Nerveneinheit verloren geht. Wird von der Zelle, wie bei der Ausreissung eines Nerven, ein längeres Stück der Faser abgetrennt, so muss das ganze Element, auch die Zelle absterben. Ist das abgetrennte Stück kurz, wie bei der Durchschneidung nahe zur Peripherie, so kann das Element am Leben bleiben. Dieser Auffassung gegenüber ist aber hervorzuheben, dass es nach Nissl's Erfahrungen vollkommen gleichgültig ist, an welcher Stelle des Nerven die Kontinuitätstrennung vorgenommen wurde, stets werden sich die Veränderungen an der Ursprungszelle einleiten: „der Accent ist auf die völlige Unterbrechung der Verbindung zu legen und auf die Fortdauer dieser Unterbrechung.“ Auch Bregmann berichtet über analoge Er-

fahrungen. Dann aber ist, wie gesagt, in Forel's Auffassung noch keine eigentliche greifbare Erklärung dafür enthalten, wie man sich diesen gegenseitigen trophischen Einfluss der Neuronglieder aufeinander, der ja in einem normalen physikalischen oder chemischen Vorgang bestehen muss, vorzustellen habe. Man könnte nun hier die Marinesco'sche Hypothese heranziehen, d. h. annehmen, dass die Veränderungen der Zellen vielleicht im Zusammenhange stehen mit dem Ausfall gewisser centripetaler Reize, wobei man namentlich an diejenigen denken könnte, die bei jeder noch so schwachen Kontraktion eines Muskels auf dem Wege der sensiblen Muskel- und Sehnennerven nach den Centralorganen hingeleitet werden. Aber es besteht kein physiologischer Grund zur Annahme, dass diese Reize wieder auf die motorischen Zellen, die in demselben Segment des Rückenmarkes liegen, einwirken; es wäre nicht einzusehen, welchen Zweck eine solche Verknüpfung hätte. Somit kann ihr Ausfall für das Entstehen von Entartungen an den Vorderhornzellen unmöglich so entscheidend sein.

Ich glaube, dass wir die geschilderten Erscheinungen am besten erklären können, wenn wir annehmen, dass für eine jede Nervenzelle die normale Verbindung mit dem Endorgan durch Vermittelung des Nervenfortsatzes, sei nun dieses Endorgan ein Muskel, ein Haut- oder Schleimhautbezirk, sei es eine andere Zelle, ein Existenzbeding ist. Sobald die Zelle ihre nervöse Funktion wegen der Trennung vom Endorgan nicht mehr zu entfalten in der Lage ist, leiten sich in ihr gewisse histologische und vielleicht auch chemische Veränderungen ein, deren Zustandekommen man vielleicht darauf zurückführen kann, dass mit der Behinderung der normalen Nervenvorgänge auch die Fähigkeit der Nervenzellen, Nahrungsstoffe in sich aufzunehmen und sich zu eigen zu machen, eine Einbusse erleidet. Es wären also Ernährungsstörungen, die die von ihrer Funktion abgeschnittenen Nervenzellen direkt dem Untergange zuführten. Mit ihrer fortschreitenden Desorganisation muss natürlich auch ihr nutritiver Einfluss auf die anderen Neuronglieder abnehmen und, somit erscheint auch diese Funktion an den normalen Fortbestand der nervösen Vorgänge geknüpft.

Aber nicht eine jede Beeinträchtigung der nervösen Thätigkeit der Zelle wird von ähnlich deletärem Einfluss auf sie sein, sondern gerade nur die Störungen, die durch die totale funktionelle Kontinuitätsunterbrechung des Fortsatzes hervorgerufen werden. Die Thatsache der Funktionsaufhebung an sich erklärt das Ein-

setzen von Zellveränderungen nicht; sehen wir doch manchmal die Vorderhornzellen lange in gutem Erhaltungszustande persistieren bei Lähmungen, die durch cerebrale Erkrankungen bedingt sind. Bei der durch Degeneration der Pyramidenbahn bedingten Lähmung äussert sich bekanntlich der noch funktionelle Zustand des direkten motorischen Neurons, d. h. der motorischen Vorderhornzelle und ihres Fortsatzes, durch die oft vorhandenen spastischen Kontrakturen, durch die Steigerung der Reflexe sowie auch durch die normale elektrische Reaktion der Nerven. Lähmungen hysterischen Ursprunges können nach vieljährigem Bestand wieder in Heilung übergehen, was unvereinbar wäre mit der Annahme einer mit absoluter Notwendigkeit eintretenden Zelldegeneration im Anschluss an einen jeden Funktionsmangel. Meine Auffassung weicht also von der von Marinesco und Goldscheider bei genauerer Erwägung prinzipiell ab; nur bezüglich der Spinalganglien ist eine zufällige Übereinstimmung vorhanden, indem sich hier die Aufnahme von peripherischen Reizen mit der eigentlichen Funktion der Nervenzellen deckt. Für die motorischen Zellen erblicke ich das erhaltende Moment weder mit Marinesco in dem reflektorischen Einwirken peripherischer Reize, noch mit Goldscheider in dem von der Hirnrinde kommenden Impulse, im Gegenteil, ich glaube, dass bei der peripherischen Durchschneidung einer motorischen Faser der Untergang ihrer Ursprungszelle gerade dadurch beschleunigt wird, dass Reflexkollateralen, Pyramidenfasern und andere Fibrillen nach wie vor mit ihren Erregungen diese Zellen bestürmen, dass letztere aber die so empfangenen Impulse nicht abzugeben im stande ist; ich bin der Ansicht, dass das wesentlichste Moment hier in der Unmöglichkeit der Reizabgabe liegt.

Ich komme nun nach der Besprechung dieser der Selbsterhaltung dienenden Funktion der Nerveneinheit zu ihrer der Gesamtheit des Organismus zugewandten Thätigkeit, zu ihrer nervösen Funktion. Man darf den Satz wohl als gesichert betrachten, dass es keine Nervenzelle giebt, die ihre Nervenwirkungen aus sich selbst heraus, ohne äussere Impulse, spontan entfalten könnte. Die Leistungen der Nervenelemente sind vielmehr stets nur als Reaktionen auf äussere Einwirkungen aufzufassen, wobei freilich das „Aussen“ in dem Sinne zu verstehen ist, dass für die Nervenzelle alles, was ausserhalb ihres Protoplasmas und ihrer Fortsätze liegt, also auch ihre unmittelbarste Umgebung, jede Nachbarzelle, das

sie umspülende Plasma u. s. w., Aussenwelt ist. Denn wie viele Zwischenglieder mögen manche sensiblen Reizwellen passieren, bis sie ihr Endziel, die Pyramidenzelle in der Hirnrinde, an die die Erscheinung des Bewusstseins geknüpft ist, erreichen; bloss das äusserste Glied, das peripherisch-terminale Neuron steht unter dem direkten Einflusse von Sinnesreizen. Wenn aber so die Nerveneinheit gleichsam als ein zwischen Sinneseindrücke und Aktion eingeschalteter Apparat erscheint, so wird sich die Betrachtung ihrer Funktionen notwendig zu gliedern haben in die Betrachtung einerseits derjenigen Einrichtungen an ihr, die zur Aufnahme der Reize und zu deren Verarbeitung dienen, und derjenigen andererseits, die die Abgabe der von ihnen ausgehenden reaktiven Erregungszustände bewerkstelligen.

Es scheint uns nun zweckmässig, bei den folgenden Ausführungen den umgekehrten Weg einzuschlagen, als er durch den Lauf des Erregungsstromes geboten erscheinen könnte, d. h. vorerst die Einrichtungen, die die Reizabgabe besorgen, ins Auge zu fassen. Wir wollen uns hiebei an einige konkrete Beispiele halten, wo die Verhältnisse unserem Urteil direkt zugänglich sind.

Handgreiflich klar liegen z. B. die Dinge bei den motorischen Vorderhornzellen. Die Funktion besteht hier bekanntlich in der Hauptsache darin, dass durch die Thätigkeit des Zellprotoplasmas ein Erregungszustand hervorgebracht wird, der auf die quergestreifte oder auch glatte Muskelfaser einwirkend, darin die Erscheinungen der Kontraktion auslöst. Das Hinleiten dieses Erregungsstromes vom Protoplasma der Nervenzelle an das Protoplasma der Muskelzelle besorgt der als motorische Nervenfaser aus dem Centralnervensystem hervordringende Zellfortsatz. Damit von dem ihm anvertrauten Innervationsstrom unterwegs durch Diffusion nichts verloren gehe, umhüllt er sich auf seinem Weg nach der Peripherie mit isolierenden Scheiden. Zur Abgabe an Ort und Stelle dient das nackte Endbäumchen, das durch die quastenförmige Aufsplitterung eine Vermehrung der Kontaktpunkte mit dem Muskel gewinnt. Die schon vor der Endigung erfolgenden wiederholten Teilungen der motorischen Faser haben den Zweck, je eine grössere Anzahl von Muskelfasern dem Einfluss einer Centralzelle zu unterwerfen. Hier liegt die Sache also klar: der Axon ist ein centrifugaler Leitungsapparat, er ist eine Transmissionsvorrichtung der Erregung, das Endbäumchen das Emissionsorgan.

Ebenso sicher ist die Richtung des Erregungsstromes bei den Elementen der *Ganglienzellenschicht der Netzhaut*. Nach mehreren Zwischenstationen gelangen die Lichtreize schon in Form einer bestimmten Erregung an die Ganglienzelle heran. Diese setzt sie, offenbar durch die Thätigkeit ihres Protoplasmas, wieder in eine andere Erregungsform um und befördert sie sodann auf dem Wege ihres im Sehnerven centripetalwärts verlaufenden Nervenfortsatzes nach dem Centralorgan hin. Im Gebiet der Vierhügel zerfällt der Axon in ein umfangreiches Endbäumchen und tritt mit den aufsteigenden Dendriten einer grösseren Zahl von Nervenzellen in Kontakt (vergleiche namentlich *Van Gehuchten*[1].) So ist die Einwirkung einer einzigen retinalen Ganglienzelle auf mehrere centrale Zellen gesichert.

Ziehen wir noch ein drittes und viertes Beispiel heran, die Verhältnisse bei den *Riechzellen* und den *Mitralzellen*. Bei der Riechzelle liegt ein Verhalten vor, wie es im Organismus der Wirbeltiere sonst nirgends besteht. Die äusseren Reize wirken hier direkt auf das Protoplasma einer richtigen, mit einem Nervenfortsatz versehenen Nervenzelle ein. Für die Zuleitung dieser Erregung nach dem Centrum sorgt die Riechzelle dadurch, dass sie eine lange Faser als Nervenfortsatz aus sich entwickelt und sie bis zu dem Riechlappen hinauf entsendet. Die Faser dringt in diesen hinein und endigt mit einem gedrängten Bäumchen in den Glomeruli olfactorii. Der Zweck der ramifizierten Endigungsweise liegt hier nicht, wie bei der Opticusfaser, in der Ermöglichung einer gleichzeitigen Beeinflussung mehrerer Nervenzellen, sondern bloss darin, die Verflechtung mit den absteigenden Dendriten der Mitralzellen zu einer recht innigen zu gestalten. Denn jeder Olfactoriusfaser sendet, bei den meisten Wirbeltieren wenigstens, je nur eine einzige Mitralzelle ihren absteigenden Fortsatz entgegen, ja es scheint, dass sogar vielfach mehrere Olfactoriusfasern zu derselben Mitralzelle in Beziehung stehen. Auch hier sehen wir also, dass *der Nervenfortsatz zum Transport der Erregung von der Zelle weg gegen das Endbäumchen hin*, dieses letztere zur Entladung der Erregung dient.

In gleichem Sinne muss unser Urteil ausfallen über die Funktionsweise der Mitralzelle. Durch ihren unteren Dendriten empfängt sie von der Olfactoriusfaser den Reiz und leitet ihn durch ihren

---

[1]) A. *Van Gehuchten*, La Structure des lobes optiques chez l'embryon de poulet. La Cellule, t. VIII, 1892, p. 37.

im Riechlappen rückwärts ziehenden Nervenfortsatz vom Bulbus olfactorius nach anderen Rindengebieten hin (Stirnlappen, Supraorbitalgegend, vielleicht auch Tuberculum olfactorium, Calleja[1]), v. Kölliker)[2]). Also auch hier kommt ihm eine cellifugale Leitung zu.

Man könnte diese Beispiele noch um einige vermehren, aber die genannten genügen wohl schon, um einem Satze als Grundlage zu dienen, den man mit folgenden Worten aussprechen kann: Bei allen Nervenzellen, die nur einen Nervenfortsatz besitzen, führt dieser die Erregung stets in cellifugaler Richtung. Wenn auch von der gewaltig grossen Anzahl der verschiedenen Nervenzellen, die Gehirn und Rückenmark bevölkern, nur eine relativ kleine nach der physiologischen Seite hin unserem Verständnis erschlossen ist, dieser Satz also nur auf der Kenntnis der Funktionsverhältnisse einer beschränkten Zahl von Nerveneinheiten beruht, so wird er doch solange seine Geltung bewahren können, bis nicht ein positiver Gegenbeweis dagegen erbracht ist.

Ein einziger Umstand wäre vielleicht geeignet, gewisse Bedenken gegen die allgemeine Giltigkeit dieses Axioms wachzurufen. In der Netzhaut der Vögel und Säugetiere hat Cajal[3]) vor einigen Jahren baumförmig verästelte freie Nervenendigungen nachgewiesen, die Terminationen von Nervenfasern bilden, die der Netzhaut durch den Sehnerven zugeführt werden. Schon vor Cajal hatte v. Monakow[4]) die Existenz solcher Fasern im Sehnerven durch pathologische Experimente erschlossen. Diese Fasern stellen nun ohne Frage die Nervenfortsätze von Zellen dar, die in den Vierhügeln liegen. Man hat auch neuerdings in den letzteren gewisse Zellen gefunden, die man hiefür mit grosser Wahrscheinlichkeit in Anspruch nehmen darf. Cajal[5]) hat diese Elemente nachgewiesen, Van Gehuchten (a. a. O. p. 29) sie bestätigt. Sie liegen in der mittleren Schicht der Vierhügelgegend als kleine

[1]) C. Calleja, La region olfatoria del cerebro. Madrid 1893.

[2]) A. v. Kölliker, Über den Fornix longus von Forel und die Riechstrahlungen im Gehirn des Kaninchens. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 8. Vers. 1894, p. 49.

[3]) S. R. y Cajal, Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. Anat. Anz., Jahrg. V, 1890, p. 111. — Derselbe: La rétine des Vertébrés. La Cellule, T. IX. 1893. p.

[4]) C. v. Monakow, Experimentelle und patholgisch-anatomische Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen. Arch. f. Psychiatrie, Bd. XX, 1889, p. 714.

[5]) R. y Cajal, Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Phys. Bd. VIII, 1891, p. 337.

spindelförmige Zellen und senden gegen die Oberfläche hin einen langen Dendriten. Von diesem entspringt, oft erst in beträchtlicher Entfernung von der Zelle, der Nervenfortsatz, der die aufsteigende Richtung noch weiter fortsetzt, bis er schliesslich in jene oberflächlichste Lage gelangt, in der sich die vom Opticus her kommenden Fasern verteilen. Hier biegt sich die Faser um und gesellt sich zu den letzteren. Es spricht alles dafür, dass die Cajal'schen Endbäumchen der Netzhaut zu diesen Zellen gehören als Endarborisationen ihres Axons.

Da nun aber die Netzhaut ein exquisit sensibles Organ ist, so scheint es auf den ersten Blick am naheliegendsten, dass auch diese anatomisch centrifugalen Fasern mit der centripetalen Leitung von Lichtreizen betraut sind.

Wenn dies sicher nachgewiesen werden könnte, dann wäre freilich der erwähnte Gegenbeweis erbracht. Aber einstweilen kann dieser Einwand nicht als stichhaltig anerkannt werden, denn es ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass jene Fasern irgend welche centrifugalen Impulse der Netzhaut zuführen. Es sind auch schon mehrere Vermutungen nach dieser Richtung hin ausgesprochen worden. Vielleicht am wenigsten ansprechend ist die von Van Gehuchten (Lobes optiques, p. 31). Dieser Forscher meint, dass diese Fasern der Aufgabe dienen, die Netzhaut von der Natur und der Intensität der schon durch den Sehnerven dem Gehirn zugeführten Erregungen rückläufig in Kenntnis zu setzen. Nach Ramón y Cajal's (La rétine des Vertébrés, p. 242) Hypothese können die Zellen der Ganglienzellenschicht der Netzhaut bei ihrer Funktion: der Perzeption und Weiterbeförderung der Lichtwellen nicht eines gewissen centralen Einflusses entbehren. Dieser Einfluss hält erst in ihnen jenen empfänglichen und funktionsfähigen Zustand wach. Die centrale Anregung nun wird durch die fraglichen Fasern vermittelt, doch erfolgt ihre Einwirkung auf jene Zellen nicht direkt, sondern durch Einschaltung der „Spongioblasten“. Die retinalen Endbäumchen treten direkt mit diesen in Kontakt, und diese erst wirken dann auf die Ganglienzellen ein. Hierdurch ist auch für die Spongioblasten (Cajal's „Amakrinen“), die sonst in einem funktionellen Netzhautschema nur schwer untergebracht werden können, eine Verwendung gefunden. Es ist hier noch an die Versuche von Nahmmacher[1])

[1]) W. Nahmmacher, Über den Einfluss reflektorischer und centraler Opticusreizung auf die Stellung der Zapfen in der Froschnetzhaut. Pflüger's Archiv, Bd. LIII.

zu erinnern, der im Anschluss an ältere Versuche von Engelmann experimentell feststellen konnte, dass im Nervus opticus Fasern verlaufen, auf deren Reizung sich die Zapfen der zugehörigen Netzhaut zusammenziehen. Auch könnte man schliesslich noch an einen Einfluss auf die Lage des Pigmentes oder auf die Ernährung der Netzhaut denken.

Der genannte Satz gilt aber nur für die Monaxonen. Anders ist der Sachverhalt bei den Diaxonen, wie solche uns als Spinalganglienzellen entgegentreten. Diese Zellen hängen bekanntlich mit zwei Fortsätzen zusammen, die beide durchaus den Charakter von Nervenfortsätzen, von richtigen Achsencylindern aufweisen, von Markscheiden umschlossen sind und beide richtige Endbäumchen bilden. Es besteht thatsächlich nicht der geringste Grund anzunehmen, dass einer von diesen beiden Ausläufern, sei es der centrale, sei es der peripherische, so wie er sich in seinem fertigen Zustande darstellt, etwas anderes sei als ein Nervenfortsatz. Nun sehen wir aber, dass sich nur einer davon dem dargelegten Satze fügt. Nur der centrale führt die Erregung in cellulifugaler Richtung von der Zelle weg ins Rückenmark oder ins Gehirn hinauf, der peripherische, längere Ausläufer hat die Aufgabe, die taktilen, sensiblen und thermischen Reize von der Oberfläche des Körpers, den Schleimhäuten, dem Parenchym der Organe, den Muskeln, den Gelenken nach der Spinalganglienzelle hin in cellulipetaler Richtung zu befördern.

Wenn sich nun auch die Spinalganglienzelle in ihrem fertigen Zustande, so wie wir sie jetzt beim Wirbeltier finden, jenem Satze entzieht, so fragt es sich auf der andern Seite, ob nicht vielleicht in ihrer ontogenetischen oder phylogenetischen Entstehungsweise etwas enthalten sei, was hier eine Aufklärung biete. Es wirft sich namentlich die Frage auf, ob der peripherische Fortsatz sich nicht sekundär aus der Umbildung eines Plasmafortsatzes zu einem Nervenfortsatze entwickelt habe. Thatsächlich lassen sich hiefür, wenn auch nicht in der Ontogenie, so doch durch Vergleichung der Verhältnisse beim Wirbeltier mit denen bei Wirbellosen gewisse Anhaltspunkte nach dieser Richtung hin feststellen. Sie mögen an anderer Stelle ausführlicher zur Sprache kommen. Hier sei nur das Endresultat eingereiht, dass aller Wahrscheinlichkeit nach die peripherische sensible Faser ursprünglich eine Verlängerung des Zellprotoplasma der Nervenzelle war und sich erst allmählich zu einer Nervenfaser umgestaltete, während der centrale Fortsatz von vorneherein als Axon angelegt wurde.

Hieraus würde sich erklären lassen, dass sich die peripherischen Fortsätze auch später in ihrer Leitungs-Richtung von den andern Nervenzellen abweichend verhalten.

Aber auch insofern hat der dargelegte Satz nur eine beschränkte Geltung, als er nur für die Wirbeltiere in Anspruch genommen werden kann, nicht aber auch für die Wirbellosen. Hätte sich jene Vermutung bewahrheitet, dass bei wirbellosen Tieren die sensiblen Nerven alle Ausläufer von Sinneszellen bilden, die in der äusseren Körperbedeckung ihren Sitz haben, so hätte man mit grosser Berechtigung annehmen können, dass alle centralen Zellen motorischer Natur sind. In diesem Falle hätte man behaupten dürfen, dass die dem Nervenfortsatz entsprechenden Stammfortsätze aller centralen Zellen in cellulifugaler Richtung wirken. Nun liegt aber die Sache so, dass freie, baumförmige sensible Nervenendigungen im äusseren Körperepithel nicht nur bei Krustaceen und Polychäten (Retzius)[1]), sondern auch beim Regenwurm neben den epidermalen Sinneszellen (Smirnow[2]), Retzius[3]), Lenhossék[4])) bestimmt nachgewiesen sind, und damit stellt sich die Notwendigkeit ein, im Centralorgan sensible Zellen anzunehmen, die jenen sich in der Haut verästelnden Fasern zum Ursprunge dienen. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Amphioxus (Retzius)[5]). Auch hier fehlen Spinalganglien, die sensiblen Zellen sitzen alle im Mark. Hier ist es nun ganz unzweifelhaft, angesichts der offenkundig zu Tage liegenden Funktion, dass der Nervenfortsatz die Reizwelle durch sein Endbäumchen aufnimmt und dass er sie weiter zur Zelle hin, also cellulipetal befördert.

Hier ist der Ort, um auf die funktionelle Bedeutung der Seitenfibrillen des Nervenfortsatzes und auf die der Kollateralen einzugehen. Es scheint mir hier auch am zweckmässigsten, anzuknüpfen an ein Beispiel, wo sich unsere Betrachtungen relativ noch auf einem sicheren Boden bewegen. Ein solches

---

1) G. Retzius, Biolog. Untersuchungen, Neue Folge I, Stockholm, 1890 (p. 1: Palämon). Biol. Unters., Neue Folge IV, (p. 5: Polychäten). 1891.

2) A. Smirnow, Über freie Endigungen im Epithel der Regenwurms. Anat. Anz., Bd. IX, 1894, p. 570.

3) G. Retzius, Die Smirnow'schen freien Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anz.. Bd. X, 1894, p. 117.

4) M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der Netzhaut des Cephalopoden. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. LVIII, 1894, p. 657.

5) G. Retzius, Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von Amphioxus lanceolatus. Biol. Unters, Neue Folge II, 1891, p. 29.

Beispiel ist die sensible Faser, die von der Spinalganglienzelle her in das Mark eindringt und in dessen Hintersträngen auf- und abwärts ziehend an die graue Substanz zahlreiche feine Ästchen, Kollateralen, abgiebt. Hier steht es nun fest, dass die Kollateralen gleich dem Stammfortsatze, von dem sie sich ablösen, Abgabevorrichtungen, Emissionsapparate der Erregung darstellen, d. h. der Aufgabe dienen, die sensiblen Reize den Nervenzellen des Rückenmarkes mitzuteilen. Durch diese Kollateralen gewinnt eine jede Zelle des Spinalganglions ein geradezu kolossales Wirkungsgebiet, denn nun wirkt ihr Axon nicht nur durch seine Endspitze, er vermag nicht nur diejenigen Zellen, mit denen diese Spitze in Kontakt tritt, zu beeinflussen, sondern wirkt nun auf alle Provinzen der grauen Substanz ein, an denen die Faser während ihres langen Verlaufes unter Abgabe von Kollateralen vorbeiläuft.

Als ein zweites hier verwertbares Beispiel bietet sich die Mitralzelle dar. Der Fortsatz dieser Elemente wendet sich, wie schon vorhin erwähnt, im Riechlappen centralwärts und dringt gegen weiter hinten gelegene Gebiete der Rinde hin. Caleja (a. a. O.) ist es neuerdings gelungen, beim Kaninchen den Verlauf dieses Fortsatzes, soweit er sich wenigstens an der Bildung der äusseren Wurzel des Riechnerven beteiligt, zu verfolgen. Er konnte nachweisen, dass diese Fasern zu einem grossen Teil wenigstens gleich in jener Gegend der Hirnrinde endigen, der diese Riechwurzel während ihres Verlaufes angelötet ist, indem sie rechtwinklig in sie einbiegen und in ihrer oberflächlichsten Schichte, der sogenannten Molekularlage, ein verzweigtes Ende finden. Einzelheiten dieser Endigung sind noch nach einer anderen Richtung hin von hohem Interesse und sollen weiter unten zur Sprache kommen. Uns interessiert hier ein anderes Strukturdetail: die Thatsache, dass die Faser noch während ihres Verlaufes eine Anzahl von Kollateralen entwickelt, die ebenfalls in die Molekularschichte jenes Rindengebietes eindringen, um dort ganz genau in derselben Weise wie die Stammfaser ihr Ende zu erreichen. Es ist hier nun ganz klar, dass diesen Kollateralen dieselbe Funktion zukommt, wie der Stammfaser selbst. Ebenso wie diese, haben sie die Riechreize an die Pyramidenzellen, mit deren Dendriten sie in Berührung treten, abzugeben, ebenso wie die Stammfaser, aus der sie entspringen, sind sie cellulifugal wirkende Vorrichtungen.

Wenn diese Auffassung für die richtigen Kollateralen kaum einem Zweifel unterliegen kann, so ist damit noch nicht gesagt, dass sie ohne weiteres auch für jene feinen Fibrillen bindend sei,

die der Fortsatz gleich in der Nähe seines Ursprungs, bevor er noch in die Bildung der weissen Substanz eingeht, abgiebt. Ich komme vielmehr nach reiflicher Überlegung zu der Vermutung, dass diese beiden Bildungen, mögen sie morphologisch noch so sehr als analoge Gebilde erscheinen, in funktioneller Hinsicht in vielen Fällen wenigstens von verschiedener Bedeutung sind. Halten wir uns zur Beleuchtung dieser Verhältnisse wieder an die Mitralzelle. Nicht nur das Endstück der Fasern ist mit Nebenästen versehen, auch ihre erste, noch im Bereich des Bulbus olfactorius, gleich in der Nähe des Zellkörpers gelegene Strecke weist solche auf. Diese Seitenfibrillen hat Pedro Ramón[1]) im Riechlappen der Vögel zuerst gesehen. Ihre Existenz bei den Säugern ist durch die Untersuchungen von Cajal[2]) und Van Gehuchten[3]) nachgewiesen; am ausführlichsten beschreibt sie dieser letztere Forscher. Man kann sie in horizontale und in vertikal absteigende einteilen; die ersteren hat Pedro Ramón, die letzteren Van Gehuchten entdeckt. Die horizontalen laufen zwischen der Reihe jener merkwürdigen, von Golgi entdeckten Elemente dahin, die man als Körnerzellen bezeichnet, und endigen auch dazwischen; die absteigenden finden ungefähr in der Gegend der Mitralzellenkörper oder noch in einem etwas darunter gelegenen Niveau, unweit von den Glomeruli ihr Ende. Die Bestimmung dieser Ästchen kann meiner Ansicht nach in nichts anderem gesucht werden, als in der Aufnahme von Riechreizen, wohl nicht direkt durch einen Kontakt mit den verästelten Enden der Olfaktoriusfasern, denn diese sind vollkommen in die Grenzen der Glomeruli gebannt, während unsere Ästchen in diese nie hineinzudringen scheinen, (obgleich Golgi einen Eintritt von Faserbildungen in die Glomeruli beschreibt, die man für unsere Fibrillen in Anspruch nehmen könnte), sondern indirekt durch Vermittelung von kleineren Zellen, die (von Golgi beschrieben, von Cajal bestimmt als Nervenzellen gekennzeichnet), in den Glomeruli ihre Lage haben, aber oft mit einem Teil ihrer Verästelung aus diesen hervorragen und so wieder mit anderweitigen Zellfortsätzen, etwa mit den „Körnern" in Berührung treten können,

---

[1]) P. Ramón, Estructura de los bulbos olfatorios de los aves, Gac. sanit. de Barcelona, 1890.

[2]) S. R. y Cajal, Origen e terminación de las fibras nerviosas olfatorias. Gac. sanit. de Barcelona, 1890.

[3]) A. Van Gehuchten et J. Martin, Le bulbe olfactif chez quelques mammifères. La Cellule, t. VII, 1891, p. 21.

wodurch schliesslich eine Übertragung der Reize auf die in Rede stehenden Fibrillen ermöglicht sein kann. — Wozu sollte auch eine cellulifugale Wirkung dieser Ästchen dienen: es wäre nicht einzusehen, welchen Zweck es hätte, wenn die Mitralzelle, im Begriffe, die von den Olfactoriusfasern empfangene Erregung nach den Centren des Bewusstseins hin zu leiten, einen Teil davon durch diese rückläufigen Ästchen wieder an die Stelle abgeben würde, von der sie sie empfangen hat.

Ein zweites Beispiel, das ich einer Analyse unterziehen möchte, sind die zarten Seitenfädchen, die Golgi an den Nervenfortsätzen der motorischen Vorderhornzellen entdeckt hat und die natürlich ein hohes physiologisches Interesse beanspruchen. Ich möchte mich über diesen Punkt kurz fassen, da meine Untersuchungen hierüber noch nicht jenen Grad von Sicherheit erreicht haben, den ich für notwendig erachte, um die mitzuteilende Ansicht als vollkommen spruchreif vertreten zu können; auch habe ich auf diesen Gegenstand noch bei mehreren Anlässen zurückzukommen. Ich will hier nur in aller Kürze soviel sagen, dass es mir durch gewisse Beobachtungen, die ich kürzlich am Rückenmarke der Maus und des Kaninchens machte, in hohem Grade wahrscheinlich geworden ist, dass diese Seitenreiserchen Aufnahmeapparate von Reizen bilden und dass sie speziell bei den Reflexvorgängen eine hervorragende Rolle spielen. Die hiefür massgebenden Thatsachen sind folgende: Bei einem fast reifen Kaninchenfötus erhielt ich Präparate, an denen sich die Seitenfibrillen in besonders gelungener Weise imprägniert hatten. Es ergab sich dabei, dass sie bei diesem Tiere nicht gleichmässig die motorischen Zellgruppen durchflechten, sondern sich hauptsächlich an der vorderen Grenze des Vorderhornes, teilweise zwischen den vordersten Zellen, zu einem dichten Plexus ausbreiten. Diese Wahrnehmung blieb mir so lange physiologisch durchaus unverständlich, bis ich bei einem nahe verwandten Nager, der Maus, an mehreren Präparaten, an denen sich die sogenannten Reflexkollateralen der hinteren Wurzeln ausnehmend schön und ganz allein für sich imprägniert hatten, eine Wahrnehmung machte, bei der mir „ein Licht aufging“. Ich konnte nämlich konstatieren, dass auch diese Kollateralen sich hier nicht, wie man das voraussetzen sollte, gleichmässig zwischen den motorischen Zellen der Vorderhorngruppe verteilen, sondern dass die Mehrzahl davon diese Gruppe meridianartig von hinten nach vorn fast parallel durchzieht, um erst an ihrem vorderen Rande plötzlich in die Querrichtung einzubiegen

und in mehrere Zweige aufgelöst, an derselben Stelle, wo sich die motorischen Seitenästchen zu ihrem Geflechte verfilzen, einen feinen marginalen Plexus zu bilden. Die an einer späteren Stelle stehende Figur 43 illustriert diese Thatsache, wozu ich bemerken möchte, dass ich sie zu einer Zeit angefertigt hatte, da ich auf das beschriebene Verhalten der motorischen Seitenästchen beim Kaninchen noch nicht aufmerksam geworden war, mir also dieser Sachverhalt aus funktionellen Rücksichten geradezu ungelegen kam, daher ich es auch vermied, der Zeichnung eines von den Präparaten zu Grunde zu legen, wo die Beschränkung der Verästelung der Reflexkollateralen auf die vordere Grenze des Vorderhorns recht ausgesprochen zur Ansicht gelangt; immerhin wird man von diesem Strukturverhältnis auch an dem dargestellten Bilde eine Vorstellung gewinnen können. Ich halte es nun im höchsten Grade für wahrscheinlich, dass die beiden beschriebenen Beobachtungen in einem funktionellen Konnex mit einander stehen, welcher Vermutung natürlich die Voraussetzung zu Grunde liegt, dass das, was sich bei der Maus findet, auch für das Kaninchen zutrifft und umgekehrt. Ich möchte hier von den Schlussfolgerungen, die sich hieraus für die Reflexe ergeben, absehen und nur auf das eine Ergebnis, das sich daraus ableiten lässt, Gewicht legen, dass die Seitenfibrillen der motorischen Fasern rezeptiver Natur sind. Ist dies aber bei Maus und Kaninchen der Fall, so darf man annehmen, dass auch bei anderen Wirbeltieren, wo solche Seitenfibrillen vorkommen, ähnliche funktionelle Verhältnisse obwalten, denn es ist nicht wahrscheinlich, dass in einer so prinzipiellen Sache die Dinge bei den verschiedenen Vertebraten grundverschieden liegen.

Das Verhalten der Seitenfibrillen an den Purkinje'schen Zellen und den Pyramidenzellen der Grosshirnrinde scheint mir auch eher für als gegen die hier ausgesprochene Vermutung zu sprechen: jedenfalls ist darin kein positiver Gegenbeweis gegen unsere Auffassung enthalten. Ich erinnere nur an die Thatsache, dass diese Ästchen bei den Purkinje'schen Zellen wieder zurückbiegen in dieselbe Molekularlage der Kleinhirnrinde, aus der die Purkinje'schen Zellen vermöge ihrer üppig verzweigten Dendriten jene Reize empfangen, durch die sie zu ihrer Thätigkeit angeregt werden. Im einzelnen ist freilich bei der Kleinhirnrinde noch weniger als anderswo eine funktionelle Analyse des feineren Baues möglich. Die Hieroglyphen dieses Baues sind nun, dank der Golgi'schen Methode, soweit entziffert, dass wir die einzelnen Buchstaben und Wörter, aus denen sich der Satz zusammensetzt, genau kennen,

aber die Sprache, in der der Satz geschrieben ist, der Sinn ist uns noch so gut wie unbekannt, es fehlt noch ein Verständnis des inneren Zusammenhanges.

Ich kann noch als Beleg für meine Hypothese die Thatsache anführen, dass ich bei dem Regenwurm einmal an einer der von der Epidermis centralwärts ziehenden Fasern nicht weit von der Zelle ein kleines Nebenästchen wahrnehmen konnte, das sich bald in den von der Faser durchzogenen Geweben verlor. Es konnte nicht fraglich sein, dass ein rezeptives Gebilde vorliege. Vielleicht noch überzeugender im gleichen Sinne ist eine Beobachtung Cajals (La rétine des Vertébrés, p. 181), die ihm einmal an der Netzhaut der Eidechse entgegentrat: er fand in einem Falle an den die Opticusfaserschichte bildenden Fasern, d. h. an den Nervenfortsätzen der Ganglienzellen einige aufsteigende Kollateralästchen, die sich im Bereich der inneren Molekularschicht frei zu verästeln schienen. Hier ist es meiner Meinung nach einfach unmöglich, eine andere Deutung als die von mir vertretene heranzuziehen.

Ich komme also nach all dem zu der Vermutung, dass man den Nebenästchen des Axons nicht durchgehend dieselbe funktionelle Bedeutung beilegen darf; diejenigen der ersten Strecke („Golgi'sche Fibrillen") scheinen in Bezug auf ihre physiologische Rolle eigentlich mit den Dendriten in eine Kategorie zu gehören, indem sie an der Aufnahme der Reize beteiligt sind, erst die späteren, die echten Cajal'schen Kollateralen besitzen die Bedeutung von reizabgebenden Apparaten, gleich dem verzweigten Endstücke des Nervenfortsatzes. Die ersteren sind Axodendriten, sie lassen sich mit den Nebenfortsätzen der Wirbellosen vergleichen, die letzteren sind richtige Paraxonen. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass die beiden verschiedenen Rezeptionsvorrichtungen der Nerveneinheit, die Cytodendriten und die Axodendriten, die Aufnahme differenter Reize besorgen.

Die letzten Betrachtungen führen uns von selbst zur Besprechung der reizaufnehmenden Teile an dem Neuron. Wenn den ersten Nebenfibrillen des Fortsatzes eine solche Bedeutung zuzuschreiben ist, so ist darin noch bei weitem nicht die Aussage enthalten, dass sie die einzigen oder auch nur die wichtigeren derartigen Apparate der Nervenzellen sind. Dagegen spricht schon ihre Inkonstanz und ihre geringe Zahl. Sie mögen für gewisse spezielle Reize erregbar sein, aber die Hauptrolle in der Aufnahme äusserer Impulse

spielt ohne Frage die Oberfläche des Zellprotoplasmas der Nervenzellen selbst, einschliesslich der Dendriten. Dies geht aus der Anordnung der Nervenelemente an mehreren Stellen des Centralnervensystems mit einer Evidenz hervor, die nichts zu wünschen übrig lässt.

Wir gelangen hiermit zur Besprechung einer Frage, die in den letzten Jahren vielfach den Gegenstand von Diskussionen abgegeben hat und die so sehr ein Interesse wachzurufen geeignet ist, dass kaum einer von den Histologen, die sich in letzter Zeit an der Erforschung der feineren Struktur des Nervensystems bemüht haben, eine Stellungnahme in dieser Beziehung unterlassen hat. Es handelt sich um die Frage der funktionellen Bedeutung der Dendriten. Golgi hat die Diskussion hier angeregt durch die schon oben erwähnte Lehre, dass die Dendriten ausschliesslich Nutritionsorgane der Zelle sind, indem sie dem Zwecke dienen, Ernährungssäfte der Zelle von allen Seiten her zuzuführen; eine nervöse Leistung sprach Golgi ihnen rundweg ab. Dass Golgi zu dieser Ansicht gelangt ist, wird uns leicht verständlich sein, wenn wir seine sonstigen Aufstellungen kennen, namentlich seine Ideen über das Bestehen eines nervösen Netzes in der grauen Substanz, ja es scheint uns, dass sie hieraus geradezu als eine natürliche Konsequenz mit Notwendigkeit hervorgehen musste. Golgi lässt die sensibeln Fasern nach ihrem Eintritt in das Mark unter reichlicher Aufzweigung in ein geschlossenes Netzwerk einmünden, aus dem sich wieder in strenger Kontinuität feine, selbständige Ästchen hervorbilden, die sich als „Seitenfibrillen“ mit der motorischen Faser verbinden. Die Übertragung der sensibeln Erregung auf die motorische Bahn besorgt demnach schon in befriedigender Weise das nervöse Netz für sich allein, die Dendriten finden dabei als Bestandteile des Reflexbogens keine Verwendung, ja konsequenter Weise müsste sogar dem Zellkörper eine Bedeutung in den Vorgängen der nervösen Übertragung abgesprochen werden.

Golgi's Lehre fand nur bei seinen Schülern Martinotti und L. Sala und vielleicht noch bei Gad rückhaltlose Unterstützung; Nansen hatte sich ihr mit einiger Zurückhaltung angeschlossen. Energischen Widerspruch erfuhr sie von seiten Cajal's, Van Gehuchten's, Retzius' und anderer, während v. Kölliker in mehreren gründlichen Besprechungen des Gegenstandes sich einer entschiedenen Stellungnahme in dieser Frage enthalten zu sollen glaubte. Auch in seiner kürzlich er-

schienenen Gewebelehre, in der er dieser Frage eine eingehende Betrachtung und allseitige Beleuchtung widmet, kann sich v. Kölliker nicht zu einem dogmatischen Ausspruch nach der einen oder anderen Seite hin entschliessen; aber es ist doch immerhin unverkennbar, dass er sich eher zu jener Lehre hinneigt, die auch die Dendriten in den Kreislauf der nervösen Aktionen einbezieht.

Indem ich zur Darlegung meiner eigenen Auffassung in dieser Sache schreite, möchte ich zuvörderst in Erinnerung bringen, dass ich an einer früheren Stelle (p. 110) die Bedeutung der Dendriten für die nutritiven Vorgänge vollkommen zugab, freilich mit der Betonung dessen, dass sie diese Funktion nicht als „Dendriten", nicht als besondere speziell für diesen Zweck angebrachte Organe erfüllen, sondern nur insofern, als sie nichts weiter sind, als zerklüftete, peripherische Zellprotoplasmaanteile, als vorgebuchtete Stücke der an allen Punkten mit der Fähigkeit der Resorption von Nahrungssäften ausgestatteten Zelloberfläche. In dieser letzteren Auffassung der Dendriten liegt auch meiner Meinung nach der Schlüssel für die Beurteilung ihrer Rolle in den nervösen Funktionen. Wenn sie aus derselben Substanz bestehen, wie der Zelleib der Nervenzelle, so liegt kein Grund vor, ihnen in physiologischer Hinsicht andere Eigenschaften zuzuschreiben, als sie dem Zellprotoplasma zukommen; ebenso wie dieses, müssen sie der Einwirkung nervöser Reize zugänglich sein, ja da auch diese Einwirkung an die Zelloberfläche geknüpft ist, muss man ihnen vermöge der durch ihre Aufzweigung bedingten enormen Oberflächenausdehnung eine erhöhte Empfänglichkeit für Nervenreize zuschreiben. Dasselbe Moment also, das sie für die Ernährung der Zelle bedeutsam werden lässt, stempelt sie auch zu besonderen Rezeptionsorganen der Reizimpulse.

Sucht man in Golgi's Schriften nach den Beweisen für diese Hypothese, so findet man namentlich drei Punkte, mit denen er sie zu stützen bestrebt ist. Von dem ersten davon dürfen wir hier füglich absehen, denn dass sich die Dendriten regelmässig an die Blutgefässe anheften, um daraus nach Art von Blutegeln das ernährende Plasma für ihre Zelle herauszusaugen, ist eine Behauptung, die, wie schon oben gesagt, von der unbefangenen Beobachtung nicht bestätigt werden konnte. Beachtenswerter ist der zweite Punkt, auf den Golgi Gewicht legt, die Thatsache,

dass die Dendriten im Rückenmarke manchmal weit in die weisse Substanz hinausdringen, in ein Gebiet also, das nach Golgi's Meinung sowohl der Nervenzellen, wie auch der Faserendigungen, die auf die Dendriten etwa einwirken könnten, entbehrt, und dass sie sich in der Rinde des Grosshirns und des Kleinhirns als Fortsätze der Pyramidenzellen und der Purkinje'schen Zellen bis zur Oberfläche erstrecken, in eine Region, in der, wie Golgi meint, Nervengebilde vollkommen fehlen. Es kann daher nach Golgi die Funktion dieser Äste in nichts anderem als in der Ernährung gesucht werden.

Aber diese Erwägungen sind teilweise durch neue Erfahrungen ihrer thatsächlichen Begründung verlustig geworden, teilweise muss man sagen, dass ihnen, soweit sie auch in Bezug auf ihre thatsächliche Unterlage zutreffen, keine entscheidende Beweiskraft zukommt. Denn es hat sich seitdem gezeigt, dass die oberflächlichsten Lagen des Cortex cerebri und cerebelli der Nervenelemente durchaus nicht bar sind, wie Golgi geglaubt hatte. Die äusserste Schichte der Grosshirnrinde hat sich seitdem gerade im Gegenteil als der Sitz einer starken Anhäufung von Nervenzellen und Faserverästelungen herausgestellt, sie begreift nicht nur die weitausgebreiteten Terminalaufzweigungen der aufsteigenden Axone der von Martinotti[1]), einem Schüler Golgi's, entdeckten Rindenzellen, nicht nur die von Cajal nachgewiesenen Endarborisationen von Fasern, die, andern Hirngebieten entstammend, in die Rinde eindringen, um darin frei zu endigen, sondern auch eine ganze Anzahl besonderer, merkwürdig gestalteter Nervenzellen („Cajal'sche Zellen" Retzius), die mitsamt ihrer ganzen Verästelung, mit allen ihren (oft multipel vorhandenen) Nervenfortsätzen, dieser Schichte angehören. In der Kleinhirnrinde sehen wir die Molekularlage bis an die Oberfläche hinaus in dichter Fülle durchsetzt von den von Cajal entdeckten sogen. Parallelfasern, d. h. den Nervenfortsätzen der kleinen Körnerzellen, so dass den Dendriten der Purkinje'schen Zellen bis zu ihren Spitzen hinaus ein Kontakt mit anderweitigen Nervenelementen zu Teil werden kann. Was das Rückenmark betrifft, so ist das Hinausragen der Dendriten in die weisse Substanz beim Menschen, wie das noch näher ausgeführt werden soll, auf ein geringes Mass reduziert, aber es lässt sich thatsächlich in der absteigenden Reihe der Vertebraten

[1]) C. Martinotti, Beitrag zum Studium der Hirnrinde und dem Centralursprung der Nerven. Internat. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie, Bd. VII, 1890, p. 69.

eine allmähliche Zunahme dieser Erscheinung nachweisen, die schliesslich so weit gehen kann (Amphibien, Reptilien, Selachier), dass sich die Dendriten im Bereich des Seitenstranges auf der Oberfläche mit ihren umgekrümmten Endspitzen zu einem feinen Geflechte vereinigen. Aber diese Einrichtung bildet, anstatt für Golgi's Hypothesen zu sprechen, gerade einen Beweis dagegen. Denn man findet (Cajal, Cl. Sala), dass, sobald die Dendriten mit einem grösseren Teil ihrer Ausbreitung in die weisse Substanz verlagert sind, auch die Kollateralen der Längsfasern der Stränge ein besonderes Verhalten erkennen lassen, indem viele davon nicht wie die anderen, in die graue Substanz eindringen, sondern sich schon in der weissen, und zwar die meisten eben im Bereich jenes perimedullären Geflechtes, im Kontakt mit jenen Dendriten, verästeln. Bei höheren Vertebraten scheinen solche Kollateralen allerdings zu fehlen, und es ist somit in der That wahrscheinlich, dass die sich in die weisse Substanz verirrenden Dendritenspitzen für die nervösen Vorgänge keine Verwendung finden. Hieraus folgt aber noch durchaus nicht, dass sie gerade zum Zwecke des Aufsuchens besserer Ernährungsbedingungen die weisse Substanz betreten. Es braucht unserer Ansicht nach nicht unbedingt jedes Formdetail seine bestimmte physiologisch-teleologische Erklärung zu finden oder wenigstens nicht in dem Sinne des funktionellen Zusammenhanges der Elemente unter sich oder ihrer Ernährung. Es wäre nicht einzusehen, warum die Dendriten als Ernährungsorgane sich aus der von Kapillaren so reichlich durchflochtenen grauen Substanz in die viel gefässärmere weisse Substanz verlagern sollten, wo sie doch viel weniger Nahrungssäfte finden.

Einen dritten Einwand hat Golgi dem Verhalten der „Ursprungszellen des Nervus trochlearis" entnommen. Diese schildert er[1]) als vollkommen adendritisch und fragt, wie diese Elemente ohne „Aufnahmeorgane der Reize" ihren nervösen Funktionen nachkommen könnten. Diesen Einwand kann man nicht gelten lassen. Denn zugegeben, dass diese Zellen wirklich keine Dendriten besitzen (was von v. Kölliker aufs entschiedenste bestritten wird), so müsste man eben einfach annehmen, dass hier die Zellen direkt von Nervenendigungen, die auf sie einwirken, umsponnen werden, ebenso wie etwa die Unipolarzellen der sympathischen Ganglien bei Batrachiern durch die

---

[1]) C. Golgi, Über den Ursprung des vierten Hirnerven. Sammelwerk. p. 261.

„Spiralfaser“; ein prinzipieller Unterschied zwischen diesem Verhalten und dem bei einer durch ihre Dendriten mit Nervenendigungen verflochtenen Multipolarzelle besteht nicht, indem, gemäss der oben entwickelten Anschauung, in beiden Fällen die Oberfläche des Zellprotoplasmas es ist, die den Kontakt mit den Nervenelementen trägt. Man könnte gerade bei diesem Beispiel den Spiess umkehren und Golgi fragen, wie die Ernährung dieser Zellen bei dem Mangel von „Nutritionsorganen“ vor sich gehen sollte.

Wenn sich so einerseits die Thatsachen und Erwägungen, die Golgi für seine Auffassung heranzog, als nicht stichhaltig erweisen lassen, so bieten sich andererseits im Centralnervensystem Einrichtungen dar, aus deren Analyse mit durchsichtiger Klarheit die Beteiligung der Dendriten an den nervösen Vorgängen positiv hervorgeht. Ein geradezu klassisches Beispiel für diesen Nachweis ist seit Cajal's einschlägigen Ausführungen das Verhalten der Nervenelemente im Riechlappen geworden. Indem hier die Endbäumchen der Olfactoriusfasern nie mit den Zellkörpern der Mitralzellen, sondern immer nur, unter Bildung der Glomeruli, mit einem absteigenden Dendriten in Kontakt treten, wird klar bewiesen, dass diese letzteren es sind, die zunächst die Riechreize von den Olfactoriusfibrillen empfangen. Auf dem gleichen Prinzip beruht nach Van Gehuchten das Verhältnis zwischen den centralen Endbäumchen der Optikusfasern und den Verästelungen der die Lichtimpulse kortikalwärts befördernden Zellen im Lobus opticus der Vögel. Als drittes Beispiel ist noch heranzuziehen die kürzlich von Calleja (a. a. O. p. 26) nachgewiesene Thatsache, dass die Axone der Mitralzellen des Riechlappens, wenigstens soweit sie der lateralen Riechwurzel angehören, stets in den oberflächlichsten Lagen der weiter hinten gelegenen Rindenbezirke in ihre Endverästelungen zerfallen, in einer Schichte also, in welche von den physiologisch offenbar wichtigsten Elementen jener Rindengegenden, den Pyramidenzellen, gerade nur die Endspitzen der Dendriten hinaufragen; nur diese können also von den olfaktorischen Reizen betroffen werden.

Sehr entscheidend nach dieser Richtung hin ist ferner die Thatsache, dass an vielen Nervenzellen der Nervenfortsatz nicht direkt vom Zellkörper, sondern von einem der Dendriten entspringt. Schon Deiters hat diese Thatsache gekannt, aber erst neuerdings wurde sie, namentlich von v. Kölliker, Cajal und Van Gehuchten näher ausgeführt, exemplifiziert, sowie auch in dem Sinne,

wie hier, geltend gemacht. Es ist hierzu zu bemerken, dass jenes protoplasmatische Stämmchen dabei nicht immer etwa nur als etwas verlängerter, stabförmig ausgezogener Zellkörperanteil erscheint, sondern sich durch seine typischen seitlichen Verästelungen als richtiger Dendrit kundgeben kann. Wie weit manchmal der Ursprung des Axons von der Zelle hinausrückt, ergiebt die Zelle a der Figur 3 Tafel 5. Die Figur stellt das Verhalten der Nervenzellen der Rolando'schen Substanz im Rückenmark der Maus dar. Die Zelle a, auf die es hier ankommt, liegt, wie man es aus dem Bilde ersieht, hinter der Rolando'schen Substanz, in dem dahinter befindlichen schmalen Saum grauer Substanz, den man mit Waldeyer als „Marginalzone" bezeichnen kann. Sie sendet nach vorn einen derben Dendriten aus, der sagittal die ganze Tiefe der Rolando'schen Substanz durchsetzt; erst an deren vorderer Grenze löst sich aus dem Aste der Axon ab, der sich dann sofort gegen den Seitenstrang hin wendet. Die Erregung muss hier also unbedingt die ganzen Strecke vom Zellkörper bis zur Abgangsstelle des Nervenfortsatzes durchlaufen; diese Strecke ist aber ein Dendrit. Die Erregung verfolgt dabei eine cellifugale Richtung. Dadurch scheint hier ein Gegensatz vorzuliegen zu der Einrichtung, dass alle übrigen Dendriten, als Rezeptionsorgane der Reize, cellipetal leiten. Dieser Gegensatz ist indes nur ein scheinbarer. Denn auch die anderen Dendriten führen die Reizwelle nicht nur cellipetal, sondern auch axopetal, und dies ist das wesentlichere. Nicht der Zellkörper, sondern die Ursprungsstelle des Axons giebt den eigentlichen Attraktionspunkt des intracellulären Nervenstromes ab; nach dem Ursprungskegel des Nervenfortsatzes hin strömt die Erregung aus allen Teilen der Zelle, und man darf in diesem Sinne sagen, dass die Substanz des Zellkörpers ebensosehr selbstthätiges Organ, wie, gleich den Dendriten, leitendes Medium ist, ebenso wie man andererseits bestimmt fehlgehen würde, wenn man in den Dendriten ausschliesslich nur indifferente cellipetale Leitungsapparate erblickte. Meiner Überzeugung nach besteht vielmehr in dieser Beziehung zwischen dem Protoplasma der Dendriten und dem des Zellkörpers kein Unterschied, in beiden handelt es sich um einen Stoff, der die Erscheinungen der Nervenfunktion aktiv bewirkt, gleichzeitig aber auch die Erregung fortleitet. Wahrscheinlich sind jene uns ihrem Wesen nach unbekannten Molekularvorgänge oder chemischen Umsätze in den Elementarteilen der Nervensubstanz, die den materiellen Parallelvorgang der Erregung und des seelischen Ge-

schehens darstellen, derart, dass sie sich stets in der Form einer sich in einer ein für allemal festgesetzten Richtung wellenförmig fortpflanzenden Bewegung äussern. Somit fällt bei dem Nervenzellenprotoplasma Leitung und automatische Thätigkeit zusammen, während der Substanz des Nervenfortsatzes nur die Fähigkeit der Leitung zukommt.

Wie es also aus dem Vorstehenden hervorgeht, stelle ich mich mit Entschiedenheit auf die Seite derjenigen Forscher, die wie Cajal, v. Kölliker, Van Gehuchten, Retzius u. a. die Dendriten an den nervösen Funktionen der Nerveneinheit mit beteiligt sein lassen, und indem ich auch der Überzeugung bin, dass die Richtung der Reizbewegung in ihnen stets die axopetale ist, während der Axon die Erregungszustände cellifugal leitet, muss ich die Richtigkeit des von Van Gehuchten[1]) und Cajal[2]) aufgestellten und so eifrig betonten, neuerdings auch von Retzius[3]) befürworteten Satzes von der „dynamischen Polarität der Nervenzellen" für die typischen Monaxonen anerkennen. Ja für die richtigen Dendriten stehe ich nicht an, anzunehmen, dass sie ausnahmslos bei allen Zellen, auch bei denjenigen, die einer anderen Kategorie als der der Monaxonen angehören, sofern sie funktionell in dieser Richtung beansprucht werden, cellipetal wirken. Bei den scheinbar nervenfortsatzlosen aber multipolaren Zellen, wie sie uns z. B. in den Amakrinen der Netzhaut, den Körnerzellen des Lobus olfactorius entgegentreten, sind die anscheinend dendritenartigen Ausläufer nicht als typische protoplasmatische Fortsätze, sondern als etwas abgeänderte neuraxische Bildungen aufzufassen; vielleicht ergiebt noch die Untersuchung dieser Ausläufer mit anderen Färbungsmethoden (Nissl'sche Färbung, Thionin) ihren Anschluss an den Strukturtypus des Nervenfortsatzes.

Schliesse ich mich also in dieser Hinsicht den genannten Forschern an, so scheidet mich doch namentlich von Cajal und Van Gehuchten ein prinzipieller Punkt. In den Ausführungen dieser Forscher tritt unverkennbar der Grundgedanke hervor, dass die Anordnung der Dendriten ausschliesslich von dem Gesichts-

[1]) A. Van Gehuchten, La structure des centres nerveux. La moëlle épinière et le cervelet. La Cellule, Tome VII, 1891, p. 83.

[2]) S. R. y Cajal, Sobre et papel desempeñado per los expansiones protoplasmáticas y nerviosos de las células centrales. Revista de ciencias médicas de Barcelona 1891.

[3]) G. Retzius, Zur Kenntnis der ersten Entwickelung der nervösen Elemente im Rückenmarke des Hühnchens. Biolog. Unters., Neue Folge V 1893, p. 54.

punkte der funktionellen Verknüpfungen der Nervenzellen bestimmt sei, das Bestreben, zu zeigen, wie diese Ästchen für den Mechanismus der nervösen Vorgänge unumgänglich notwendig, durch ihn in einer bestimmten zweckdienlichen Form bedingt seien.

Ich muss gestehen, dass mir eine solche, auch die geringste Einzelheit der Struktur im Sinne des funktionellen Zusammenhanges ausbeutende Anschauungsweise etwas zu weitgehend zu sein scheint. Wäre dieses Prinzip bei der inneren Ausgestaltung der Nervencentra der einzige bestimmende Faktor, so käme unser Organismus gewiss mit einfacheren Einrichtungen aus, als wie wir sie an manchen Stellen unseres Centralorgans finden. Eine so komplizierte Verästelung, wie sie etwa die Purkinje'schen Zellen darbieten, wäre da offenbar nicht unvermeidlich; es würden sich die nötigen Kontakte mit den anderen Nervenelementen der Molekularlage auch bei einer schlichteren Ramifikation finden lassen. Bei den Mitralzellen des Riechlappens ist einer der Dendriten: der absteigende, ohne Frage ein physiologisch hochwichtiges Gebilde, aber an jeder Zelle sind daneben noch andere Dendriten angebracht, für die man keine andere funktionelle Erklärung in Anspruch nehmen kann, als dass man annimmt, dass die intracellulären nervösen Erregungsvorgänge in dem fein aufgesplitterten Zellprotoplasma besser vor sich gehen können. In dieser Annahme ist meiner Ansicht nach der Schlüssel für das Verständnis vieler sonst unerklärlichen Details gegeben. Wozu dienen die so enorm zahlreichen Dendriten der Rückenmarkszellen, da ja schon, wie wir es als wahrscheinlich nachweisen konnten, die Seitenfibrillen des Nervenfortsatzes die Erregungsaufnahme teilweise besorgen; wäre eine geringere Zahl davon nicht genügend? Es ist dies eine Überlegung, die auch schon in v. Kölliker's Gewebelehre (6. Aufl. II, p. 127) ihren Ausdruck gefunden hat. v. Kölliker gelangte, wenigstens für das Rückenmark, zur Anschauung, dass die Dendriten speziell an dieser Stelle für die nervösen Übertragungen überhaupt belanglos seien. Die Auffassung, die ich mir gebildet habe, geht nicht so weit, nähert sich aber diesem Standpunkte, indem ich die Ansicht hege, dass das kausale Moment, das Bestimmende für den Typus der Dendriten nicht ausschliesslich in den Verhältnissen der funktionellen Verknüpfung der Elemente unter sich liegt. Dies schliesst natürlich nicht aus, dass eine Anzahl von Dendriten als Leitungsbahnen in den Kreislauf des nervösen Mechanismus der Centralapparate einbezogen werden können; ja, dass dies thatsächlich

der Fall ist, kann, wie das schon aus dem Dargelegten hervorgeht, keinem Zweifel unterliegen.

Angesichts der grossartigen Verästelungsweise der meisten Nervenzellen, vermöge deren eine jede Zelle mit einer enormen Anzahl von Nervenfäserchen der verschiedensten Provenienz und Gattung in Berührung treten muss, bereitet die Frage Schwierigkeit, wie so bei diesen mannigfaltigen Kontakten, diesem Durcheinander aller Elemente, isolierte, sich gesetzmässig nur durch bestimmte Kontakte erstreckende Leitungsbahnen möglich sind. Diese Schwierigkeit muss, glaube ich, zu dem Gedanken führen, dass die Substanz des Zellprotoplasmas (einschliesslich der der Dendriten) nicht im allgemeinen für jeden Reiz gleich erregbar ist, sondern dass ihre Erregungsqualitäten von vornherein in der Weise normiert sind, dass sie nur von bestimmten Reizformen ausgelöst werden können. Die Zelle ist gleichsam für bestimmte Reize abgestimmt und so werden von den vielen Kontakten, denen ihre Oberfläche ausgesetzt ist, nur einzelne für sie auch richtige wirkungsvolle, funktionelle Konnexe sein, ihre Moleküle werden nur durch die Innervationszustände einzelner der vielen mit ihr in Berührung tretenden Fasergebilde resonatorenartig in Mitschwingung versetzt werden können. Diese funktionelle Korrespondenz muss in gewissen Eigenschaften der inneren Struktur, in bestimmten Gleichgewichtsverhältnissen der molekularen Anordnung begründet sein. Die hier angeregte Anschauungsweise könnte freilich insofern eine Gefahr in sich schliessen, als sie in einer extremen Durchführung zu einem gewissen Nihilismus in der Beurteilung des funktionellen Wertes der anatomischen Bauverhältnisse führen könnte. Von einem solchen Standpunkte muss man sich freilich fernhalten. Jedenfalls wäre sie auf das schönste in Einklang zu bringen mit den Erscheinungen der psychischen Entwickelung, ja des Seelenlebens überhaupt, indem einerseits auch für diese funktionellen Konnexe ein allmähliches Werden in den Entwickelungsjahren angenommen werden könnte, andererseits aber später für das Anknüpfen neuer Associationen in dem Funktionellwerden bis dahin unwirksamer Kontakte eine Grundlage gefunden wäre. Es ist eine solche Anschauung gewiss viel ansprechender als die von anderer Seite gehegte Vermutung, dass das Auftreten neuer Verknüpfungen in der psychischen Sphäre seinen materiellen Parallelvorgang in der Bildung neuer Äste an den Dendriten und damit in dem Gewinnen neuer anatomischer Kontaktpunkte habe.

V. Zur Zellstruktur der Nervenzellen.

Wenn sich die Nervenzelle selbst, der Neurocyt als das wesentlichste Element der Nerveneinheit ergiebt, als der aktive Apparat, woraus centrifugale Impulse ausgehen, worin Empfindungsreize zum Bewusstsein gelangen, seelische Vorgänge sich abspielen, so wird die letzte Frage in der Histologie des Nervensystems stets die nach dem feinsten Bau dieser merkwürdigen Substanz sein, an die die Erscheinungen des Nerven- und Seelenlebens in einer für unsere Fassungskraft unbegreiflichen Weise geknüpft sind. Wie ergreifend muss die Hoffnung erscheinen, dereinst vielleicht in den Nervenzellen feinste Einrichtungen kennen zu lernen, die, wenn sie uns auch das Zustandekommen dieser rätselhaften Erscheinungen nicht zu erklären vermögen, uns doch wenigstens gewisse Fingerzeige geben können über die Art der materiellen Parallelvorgänge, die dabei im Spiele sind.

Knüpft sich so schon ein weitgehendes *theoretisches* Interesse an das Studium der Zellstruktur der Nervenzellen, so kommt noch ein zweites, ein praktisches: das *pathologische* hinzu. Sollen wir krankhafte Veränderungen an den Zellen nachweisen können, so ist hiezu selbstredend die erste Bedingung eine genaue Kenntnis ihres normalen Gefüges.

Dieses letztere Interesse motiviert es namentlich, wenn wir hier auf die Frage vom Bau des Protoplasmas der Nervenzellen etwas näher eingehen.

Man hat sich seit langem daran gewöhnt, bei Besprechung des inneren Baues der Nervenzellen diese als eine in jeder Beziehung einheitliche Zellenart aufzufassen, d. h. ihnen, wo immer sie liegen mögen, eine im wesentlichen gleiche innere Beschaffenheit zuzuschreiben. Je mehr sich aber, dank den sich immer vollendeter darbietenden histologischen Methoden, die Kenntnis

dieser Protoplasmastruktur verfeinerte, um so bestimmter ging die Thatsache hervor, dass eine solche Gesamtbetrachtung dem Sachverhalte nicht entsprechend sei, dass vielmehr einer jeden Nervenzellengattung gewisse Besonderheiten der inneren Struktur zukommen, daher eine jede einzeln für sich nach dieser Richtung hin ins Auge gefasst werden müsse. Schon Schwalbe[1]) hat dieser Überzeugung Ausdruck gegeben, aber Nissl war es erst, der die thatsächlichen Beweise dafür beibrachte und auch jene sich daraus ergebende Konsequenz zuerst vertrat, dass die schon jetzt mit den histologischen Methoden nachweisbaren Verschiedenheiten nicht Zufälligkeiten sein können, nicht nur ein morphologisches Interesse allein darbieten, sondern in einem bestimmten Verhältnis zu den verschiedenen physiologischen Leistungen der betreffenden Zellkategorien stehen müssen.

Da nun eine zusammenfassende, für alle Nervenzellen gültige Darstellung der Protoplasmastruktur der Nervenzellen wertlos und unmöglich, die Einzelbetrachtung der verschiedenen im centralen und peripherischen Nervensystem befindlichen Nervenzellen aber, wenn auch nur in Form einer Zusammenstellung der schon darüber vorliegenden Erfahrungen, die Grenzen, die wir uns hier gesteckt haben, beträchtlich überschreiten würde, so bleibt uns nichts anderes übrig, als uns in den folgenden Ausführungen auf zwei Zellgattungen, gewissermassen auf zwei aus der grossen Sippschaft der Nervenzellen herausgegriffene Beispiele zu beschränken: auf die Zellen des Rückenmarkes und auf die der Spinalganglien.

a) Die Struktur der Vorderhornzellen des Rückenmarkes. Noch bis vor kurzem ging die verbreitetste Ansicht dahin, dass die Nervenzellen, namentlich die centralen, eine fibrilläre Struktur besitzen, d. h. sich aus einem Komplex zartester längerer Fäserchen zusammensetzen. Remak[2]) hat diese Anschauung angeregt, ihr weiterer Ausbau knüpft sich vor allem an Max Schultze's Namen. In der Vorrede zu dem Deiters'schen Werke (pag. XV) spricht M. Schultze noch von einem körnig-fibrillären Bau der Zellsubstanz. Man sieht die Körnchen in den Zellen deutlich in Züge geordnet, von denen es stellenweise zweifelhaft bleibt, ob sie allein durch eine reihenweise Anordnung dieser

---

[1]) G. Schwalbe, Bemerkungen über die Kerne der Nervenzelle. Jenaische Zeitschr., Bd. 10, 1876, p. 25.

[2]) E. Remak, Monatsberichte der Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1853.

Körner oder durch eine Differenzierung der Grundsubstanz in Fasern oder faserartige Züge bedingt sei. Diese Struktur kommt namentlich den mehr oberflächlichen Schichten der Zellsubstanz zu, während in der Umgebung des Kerns mehr eine gleichmässig feinkörnige Bildung an ihre Stelle tritt.

Erst in seiner berühmten, im Stricker'schen Sammelwerk erschienenen Arbeit[1]) hat sich M. Schultze mit aller Entschiedenheit für den Aufbau der Zellsubstanz der Nervenzellen aus isolierten, richtigen Fibrillen ausgesprochen. Den Verlauf der Fibrillen innerhalb der Ganglienzellen des Rückenmarkes schildert Schultze als sehr kompliziert. Von jedem Fortsatz aus sieht man sie divergierend in die Zellsubstanz auslaufen, dann aber in dem Gewirr sich durchkreuzender Fäserchen sich verlieren. Allerdings hebt Schultze hervor, dass zwischen den Fibrillen eine feinkörnige Substanz liege. Auch die Fortsätze, die verästelten wie der Achsencylinderfortsatz, sollen eine fibrilläre Struktur aufweisen, in den ersteren soll aber die Menge der interfibrillären körnigen Substanz grösser sein als in dem letzteren.

Die hier aufgestellte Lehre von der fibrillären Zellstruktur hat von neueren Beobachtern in Ranvier, Kronthal[2]) und vor allem in Dogiel ihre eifrigsten Anhänger gefunden. Ranvier charakterisiert in seinem bekannten Technischen Lehrbuche (p. 965 der deutschen Übersetzung) den Zellkörper der Vorderhornzelle als deutlich „fibrillär“; auch in die verästelten Fortsätze soll sich die fibrilläre Streifung hinein erstrecken, während der Nervenfortsatz als homogen geschildert wird. Merkwürdigerweise aber zeigt die Figur, die diese Beschreibung illustrieren soll (Fig. 355, eine motorische Zelle aus dem Vorderhorn), ganz was anderes, als was der Text besagt: sie lässt im Zellkörper keine Spur einer faserigen Struktur, wohl aber eine ausgesprochene diffus feinkörnige erkennen, erst in den Protoplasmafortsätzen treten Fibrillen auf. Wer war hier objektiver, Autor oder Zeichner? Dogiel's Angaben interessieren uns hier weniger, da sie sich hauptsächlich auf die Nervenzellen der Netzhaut beziehen[3]).

---

[1]) M. Schultze, Allgemeines über die Strukturelemente des Nervensystems. Stricker's Handb. d. Lehre v. d. Geweben. Leipzig 1871, p. 130.

[2]) P. Kronthal, Histologisches von den grossen Zellen in den Vordernörnern. Neurolog. Centralbl. 1890, Bd. IX, p. 40.

[3]) Ich will es aber nicht unerwähnt lassen, dass nach noch unveröffentlichten Untersuchungen, die Herr Privatdocent L. Bach hier unlängst mit Hilfe der Thionin- und der Nissl'schen Färbung an den Ganglienzellen der

In den letzten Jahren ist nun in den Anschauungen der Forscher über den in Rede stehenden Punkt ein gewisser Wandel eingetreten. Dieser Umschwung knüpft sich auch hier wieder an technische Fortschritte, vor allem an die Anwendung gewisser Anilinfarbstoffe, die jene Elemente des Zellkörpers, die man früher für Fibrillen gehalten hat, stark zu färben im stande sind. Mehr und mehr hat es sich an der Hand dieser Färbungen herausgestellt, dass jene auffallenden Strukturelemente durchaus nicht eigentliche Fibrillen sind, sondern kürzere körnchenartige Bildungen, stellenweise auch derbere Schollen oder kleine stäbchenförmige Körperchen, die in eine Grundmasse in dichter Lagerung eingebettet liegen und durch ihre häufig namentlich gegen die Zellperipherie hin konzentrische Anordnung an Präparaten, wo sie nicht durch geeignete Färbungen deutlich genug zur Ansicht gebracht sind, den Eindruck einer konzentrischen, scheinbar durch Fibrillen veranlassten Streifung hervorrufen können. Hierdurch gelangt die erste Darstellung M. Schultze's, diejenige, die sich in der Vorrede zu dem Deiters'schen Werke findet, sowie auch schon ältere gleichlautende Schilderungen, wie namentlich die von Boll, Arndt u. a., zu ihrem vollen Rechte.

Nissl[1]) gebührt hier das Verdienst sowohl der Initiative wie auch der weiteren erfolgreichen Bearbeitung des Gegenstandes.

Netzhaut vorgenommen hat, diese durchaus keine fibrilläre Zusammensetzung haben, sondern im Wesentlichen einen ähnlichen Bau, wie er in den verschiedensten Modifikationen den anderen Nervenzellen des Centralnervensystems zukommt. Auch sie bestehen aus einer schwach färbharen Grundsubstanz und darein eingeschlossen aus stark tingibeln Knötchen, welch' letztere sich auch in den Anfangsteil der Dendriten, nicht aber in den Nervenfortsatz erstrecken.

[1]) Fr. Nissl, Über die Untersuchungsmethoden der Grosshirnrinde. Tagebl. d. Naturforschervers. zu Strassburg, 1885, p. 135 u. 506. Ref. im Neurolog. Centralbl. Jahrg. 3, 1885, p. 500. — Über den Zusammenhang von Zellstruktur und Zellfunktion. Tagebl. d. Naturforschervers. zu Köln, 1889, p. 194, Internat. klin. Rundschau, Jahrg. II, 1888, Nr. 43. — Die Kerne des Thalamus beim Kaninchen. Tagebl. d. Naturforschervers. zu Heidelberg, 1890, p. 509. — Mitteilungen zur Anatomie der Nervenzelle. Allgem. Zeitschrift für Psychiatrie, Bd. 50, 1894, p. 370. — Über eine neue Untersuchungsmethode der Centralorgane speziell zur Feststellung der Lokalisation der Nervenzellen. Centralbl. f. Nervenheilkunde u. Psychiatrie, Bd. XVII, 1894, p. 337. — Mitteilungen über Karyokinese im centralen Nervensystem. Allgem. Zeitschr. f. Psychiatrie, Bd. VI, 1894. — Über Rosin's neue Färbemethode des gesamten Nervensystems und dessen Bemerkungen über Ganglienzellen. Neurolog. Centralbl., Jahrg. XIII, 1894, p. 98 und 141.

Von grosser Wichtigkeit nach der praktischen Seite hin ist namentlich auch der von Nissl geführte Nachweis, dass die fraglichen stark färbbaren Bestandteile des Zellleibes bei allen Erkrankungen der Nervenzellen in ihrer Beschaffenheit und Anordnung sehr typische Veränderungen erleiden, die mit denselben Methoden, die zur Darstellung der normalen Struktur geeignet sind, sehr deutlich sichtbar gemacht werden können. Hierdurch ist eine Diagnose der Nervenzellenaffektionen schon in frühen Stadien und mit viel grösserer Sicherheit, als sie bisher erreichbar gewesen, ermöglicht; durch ihre grosse Empfindlichkeit allen schädlichen Einflüssen gegenüber kommt diesen Körnchen nach der pathologischen Seite hin ein grosser heuristischer Wert zu.

Untersucht man eine Vorderhornzelle frisch oder in irgend einer indifferenten Flüssigkeit, so wird man von ihrem feinen Bau nicht viel ermitteln können. Das Protoplasma erscheint als eine matt glänzende, fein und undeutlich gekörnte Masse, in der manchmal eine leicht konzentrische Anordnung sowie im Bereich der Fortsätze eine undeutliche Längsstreifung unverkennbar ist. Fast in jeder Zelle des menschlichen Rückenmarkes erblickt man eine Anhäufung gelblichen, feinkörnigen Pigmentes. Dieses Pigment liegt immer zu einem rundlichen oder länglichen Haufen konzentriert an einer Seite der Zelle und zwar wie ich sehe, sehr oft in der Nähe des abgehenden Axons. Dass das Pigment sich auch in die Dendriten hinein fortsetzen soll, ja sogar wie Deiters angiebt (a. a. O. p. 59) bis in die feinsten Verästelungen hinein, ist eine Behauptung, der ich durchaus widersprechen muss.

Vergl. ausserdem u. a.: H. Virchow, Über grosse Granula in Nervenzellen des Kaninchenrückenmarkes. Centralbl. f. Nervenheilkunde, Jahrg. XI, 1888, p. 34. — M. Friedmann, Studien zur patholog. Anatomie der akuten Encephalitis. Archiv f. Psych., Bd. XXI, 1891, p. 461 und 830. — Derselbe: Über die degenerativen Veränderungen der Ganglienzellen bei akuter Myelitis. Neurolog. Centralblatt, Jahrgang 1891, p. 1. — A. Sarbó, Über die normale Struktur der Ganglienzellen des Kaninchenrückenmarkes und über deren pathologische Veränderungen bei Vergiftung mit Phosphor und Morphium. Ungar. Archiv f. Medizin, Jahrg. 1, 1892, p. 264. — Fr. de Quervain, Über die Veränderungen des Centralnervensystems bei experimenteller Cachexia thyreopriva der Tiere. Virchow's Archiv, Bd. 133, 1893, p. 481. — K. Schaffer, Kurze Anmerkung über die morphologische Differenz des Achsencylinders im Verhältnis zu den protoplasmatischen Fortsätzen bei Nissl's Färbung. Neurolog. Centralbl., Jahrg. XII, 1893, p. 844. — Derselbe: Über Veränderungen der Nervenzellen bei experimenteller, chronischer Blei-, Arsen- und Antimonvergiftung. Ungar. Archiv f. Medizin, Jahrg. 2, 1893.

Um weiter zu kommen, ist es unvermeidlich, die Struktur durch eine Färbung zu beleben.

Man kann nun am einfachsten die Zellen gleich im frischen Zustande einer Färbung unterziehen, am besten in der Weise, dass man stecknadelkopfgrosse Krümchen aus der Substanz der Vorderhörner nach der Methode von v. Thanhoffer[1]) und Kronthal a. a. O. auf einem Deckgläschen zermalmt, die ausgebreitete Masse über einer Spiritusflamme rasch auftrocknen lässt und das Deckgläschen dann, nach Art der Bakterienfärbung, auf einige Sekunden in irgend einen Anilinfarbstoff (Methylenblau, Safranin, Bismarckbraun u. s. w.) wirft. Indes wird sich die Methode bei ihrem eingreifenden Charakter für eine verlässliche Darstellung von feineren Zellstrukturen wohl nicht eignen. Man kann es nicht umgehen, zu diesem Zwecke zu der etwas umständlicheren Schnittmethode zu greifen, der natürlich eine Fixierung und Härtung des Objektes vorausgehen muss.

Bis vor kurzem war die beliebteste Härtungsflüssigkeit für das Centralnervensystem die Müller'sche Lösung. Sie wird wohl auch künftighin zur Vorbereitung für die Weigert'sche Markscheidenfärbung und gewisse andere Methoden ihren Rang behaupten. Hat man es aber auf die Darstellung der feineren Protoplasmastruktur der Nervenzellen und der Struktur des Kerns abgesehen, so wird man besser daran thun, von der Fixierung in Lösungen von Chromsalzen überhaupt abzusehen, indem diese, wie das Nissl zuerst betont hat, für die Struktur der Zellen nicht weniger als günstig sind, zumindest gelingt darnach die Färbung mit Anilinfarbstoffen selten mehr in befriedigender Weise. Wir besitzen im Alkohol ein altes, zu diesem Zwecke vorzüglich taugliches Härtungsmittel. Man kann die Stücke entweder, wie Nissl, Rehm, Rosin u. a. anraten, sofort in starken (96 bis 98 %) Alkohol legen, oder auch, wie ich finde, zuerst in 90 %igen, den man dann allmählich, im Laufe einiger Tage, bis zur vollen Konzentration steigert. Schwächerer Alkohol ist allerdings zu vermeiden.

Ich habe mich in letzter Zeit mit befriedigendem Erfolge der Formolhärtung bedient und zwar liess ich die Objekte 2 Tage in einer zur Hälfte diluierten Lösung des käuflichen, konzentrierten, d. h. 40 %igen Formols liegen und brachte sie dann auf weitere 2 Tage in absoluten Alkohol, wonach ich sofort die Einbettung vornahm. Es ist überhaupt empfehlenswert, die Stücke, an denen man Zellstudien vornehmen will, einerlei, ob man sie in Alkohol oder Formol fixiert hat, nicht lange in Alkohol aufzubewahren, sondern sie möglichst rasch zu verarbeiten. Ist man daran gehindert, so hebt man sie noch am besten in 90 %igem Alkohol auf.

Zur Einbettung kann man sich sowohl der Celloidin- wie auch der Paraffinmethode bedienen. Dem Vorwurf gegen die letztere, dass sie Kunstprodukte hervorruft, kann ich nicht beistimmen, freilich erfordert sie viel mehr Vorsicht, damit das Objekt während des Verfahrens nicht überhitzt wird; dafür aber gestattet sie weitaus feinere Schnitte, was bei Zellstudien ein grosser Vorteil ist. Zur Aufhellung der einzubettenden Objekte möchte ich auf Grund meiner Erfahrungen am meisten die Durchtränkung mit Bergamottöl empfehlen; das

---

[1]) L. v. Thanhoffer, Beitrag zur Untersuchungstechnik des centralen Nervensystems. Mathem.-naturwissensch. Berichte aus Ungarn. Bd. III, 1884.

Öl muss einigemale gewechselt werden. — Man kann übrigens auch, wie es Nissl thut, ganz ohne Einbettung schneiden, indem man das Stück mit Gummi arabicum oder mit gewöhnlichem braunem Tischlerleim auf Kork oder Hollundermark befestigt, doch wird es hier noch weniger als bei der Celloidineinbettung gelingen, tadellos feine Schnitte herzustellen.

Nissl hat zwei Färbungsmethoden beschrieben. Beide liefern vorzügliche Resultate. Die erste (1885) besteht in der Färbung der Schnitte in einer konzentrierten wässerigen Lösung von Magentarot, worin man sie einige Stunden liegen lässt. Rascher geht die Färbung vor sich, wenn man das Schälchen mit den Schnitten über einer Spiritusflamme etwas erwärmt. Der überschüssige Farbstoff wird dem Schnitte durch Einwirkung von absolutem Alkohol und Nelkenöl (besser nach meinen Erfahrungen von Bergamottöl oder Oleum Cajeputi) entzogen.

Weitaus komplizierter gestaltet sich das zweite Nissl'sche Verfahren, giebt aber vollkommenere Bilder. Ich folge der Darstellung, die Nissl von seiner Methode in seiner letzten, soeben erschienenen einschlägigen Publikation[1]) gegeben hat. Zur Färbung dient eine Methylenblaulösung, doch wendet sie Nissl nicht rein an, sondern setzt ihr aus einem mir unerfindlichen Grunde etwas venetianische Seife zu. Das Mischungsverhältnis beider ist folgendes:

Methylenblau B. pat. = 3,75
Sapo venetus = 1,75
Aqua destill. = 1000.

Die Schnitte werden in einem Uhrschälchen über einer Spiritusflamme so lange erhitzt, bis kleine aufsteigende Bläschen mit hörbarem Geräusch zerplatzen. Zur Differenzierung benützt Nissl nicht absoluten, sondern 96%igen Alkohol und setzt ihm im Verhältnis von 1 auf 9 (Alkohol) wasserhelles Anilinöl hinzu. Sobald keine gröbere Farbwolken mehr abgehen, ist die Differenzierung beendigt. Der Schnitt kommt auf den Objektträger, wird mit Filtrierpapier abgetrocknet, dann mit einigen Tropfen Oleum Cajeputi bedeckt, bis er ganz aufgehellt ist. Nun wird von Neuem Filtrierpapier darauf gedrückt, worauf dann einige Tropfen Benzin auf den Schnitt kommen. Jetzt folgt die definitive Einbettung; Nissl benützt dazu nicht Kanadabalsam oder Damarlack, sondern Benzinkolophonium. Dieses bereitet man sich in der Weise, dass man auf Kolophonium Benzin giesst und es 24—30 Stunden lang stehen lässt. Die sich hierbei oben abscheidende durchsichtige Masse ist zum Gebrauche fertig. Man kann das Eintrocknen dieser Einschlussmasse beschleunigen, indem man den Objektträger einige Male durch die Spiritusflamme zieht.

Ich habe diese Methode an verschiedenen Objekten nachgeprüft und damit ausgezeichnete Resultate erhalten. Sehr befriedigende Bilder erzielte ich aber auch mit einem anderen Verfahren, das ich, seiner grösseren Einfachheit wegen, aufs angelegentlichste empfehlen möchte. Dieses Verfahren besteht in der Färbung der Schnitte in einer konzentrierten wässerigen Lösung von Thionin. Es ist dies ein prächtiger, dunkelblauer, zur Anilingruppe gehöriger, mit dem Methylenblau nahe verwandter Farbstoff, den C. Hoyer[2]) in die histologische

[1]) Fr. Nissl, Über eine neue Untersuchungsmethode der Centralorgane speziell zur Feststellung der Lokalisation der Nervenzellen. Centralbl. f. Nervenheilkunde, Bd. L, 1894, p. 337.

[2]) C. Hoyer, Über den Nachweis des Mucins in Geweben mittelst der Färbemethode. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 36, 1890, p. 314.

Technik eingeführt hat und zwar zum metachromatischen Nachweis von schleimhaltigen Zellen und überhaupt des Schleimes in den Geweben. Um mich nicht mit fremden Federn zu schmücken, muss ich mitteilen, dass ich den Rat, Thionin zur Untersuchung der Struktur der Nervenzellen zu versuchen, Hoyer verdanke. Die Farblösung muss ganz konzentriert sein, sonst gelingt die Färbung nicht in gewünschter Weise. Man macht recht dünne Schnitte und lässt sie etwa fünf Minuten in der Lösung liegen; zu erwärmen braucht man sie nicht, was den grossen Vorteil hat, dass die Gefahr der Überhitzung ausgeschlossen ist und auch der Vorwurf eines durch die Wärmeanwendung erzeugten Kunstproduktes gegenstandslos wird. Nachdem man die Schnitte einige Sekunden lang in destilliertem Wasser abgespült hat, bringt man sie in die Differenzierungsflüssigkeit, als welche ich ein Gemisch von absolutem Alkohol (9) und gewöhnlichem Anilinöl (1) bevorzuge. Sofort entweicht aus dem Schnitte eine starke blaue Farbstoffwolke, womit dann die Entfärbung scheinbar ihren Abschluss findet. Dies ist aber nur Schein, unbemerkt geht sie noch weiter vor sich und es ist daher empfehlenswert, die Schnitte nicht allzulange in dem Gemisch liegen zu lassen. Zur Aufhellung leistet das von Nissl eingeführte Oleum Cajeputi die besten Dienste, es ist dem Bergamottöl vorzuziehen, da es den Schnitt nicht so energisch aufhellt als dieses und deshalb die kleinen Körperchen, auf die es uns hier ankommt, etwas plastischer hervortreten lässt. Nelkenöl ist durchaus untauglich, da es die Färbung schon nach kurzer Einwirkung geradezu vernichtet. Nach der Behandlung mit Oleum Cajeputi kommen die Schnitte noch auf einen Augenblick in Xylol, um den trüben Diffusionsstrom, der bei dem Übertragen aus dem Alkohol in das Öl entsteht, zu beseitigen und werden dann in Xyloldamarlack oder Kanadabalsam unter einem Deckgläschen aufgehoben. Die Methode giebt sehr schöne Bilder; auf dem Schnitte erscheint bei richtiger Differenzierung alles entfärbt bis auf die verschiedenen Kerne und die in den Zellleib der Nervenzellen eingelagerten Schollen; diese nehmen eine tiefdunkle Färbung an, während die Grundmasse der Zelle ganz hell bleibt oder nur einen Hauch von Färbung aufweist, daher jene Gebilde besonders scharf hervortreten. Leider sind die Präparate nicht haltbar; sie blassen nach einiger Zeit ab.

Aber nicht nur mit diesen speziellen Methoden, auch mit vielen anderen Farbstoffen, wie Safranin, Fuchsin, Dahlia u. s. w., gelingt es, die granuläre Struktur der Nervenzellen anschaulich zur Ansicht zu bringen. Ja sogar die Färbung der Schnitte mit gewöhnlichem Böhmer'schen Hämatoxylin lässt die Körnchen, wenn auch nicht so scharf, so doch erkennbar zum Vorschein kommen.

Von den vielen anderen Färbungsmethoden, die in Vorschlag gebracht worden sind, möchte ich nur die von Rehm empfohlene Doppelfärbung in Methylenblau und Magentarot sowie eine etwas kompliziertere Methode Rosin's erwähnen. Rehm[1]) färbt die Schnitte ganz kurz in erwärmter 0,5%iger Methylenblaulösung, entfärbt sie dann mit absolutem Alkohol und bringt sie nun wieder in eine 0,1%ige alkoholische Fuchsinlösung, worin er sie 1/4—1/2 Min. lässt. Ist dies geschehen, so kommen die Schnitte zur Differenzierung auf 1 Minute in absoluten Alkohol, wonach sie dann aufgehellt und eingeschlossen werden.

---

[1]) Rehm, Einige neue Färbungsmethoden zur Untersuchung des centralen Nervensystems. Münchener med. Wochenschr., Jahrg. XXXIX, 1882, p. 217.

Rosin[1]) benützt zur Färbung ein Gemisch von Biondi'scher Lösung und Säurefuchsin und zwar in folgendem Verhältnis:

Biondi'sche Lösung	=	0,4
0,5 % Säurefuchsinlösung	=	7
Aqua dest.	=	100.

Bei Celloidinschnitten muss die Lösung fuchsinreicher sein; man setzt zu vier Teilen der Lösung noch einen Teil 0,5 % Säurefuchsinlösung zu. Celloidinschnitte bleiben nur eine Minute im Gemisch, andere fünf Minuten. Aus der Farbe taucht man die Schnitte auf 1—2 Minuten (so lange noch grobe Farbstoffwolken herausgehen) in destilliertes Wasser und überträgt sie dann, zur Fixierung der Färbung, auf einen Augenblick in eine schwache Essigsäurelösung (ein Tropfen Essigsäure auf 100 ccm Wasser), dann wieder, um die Essigsäure zu entfernen, in Wasser zurück, weiterhin zur Differenzierung (die 2—3 Minuten dauert) in absoluten Alkohol und zuletzt, zur Aufhellung, in Xylol. Eingeschlossen werden die Schnitte in Xylol-Kanadabalsam.

Alle diese Methoden ergeben an den motorischen Vorderhornzellen im wesentlichen das Gleiche, ein Bild, das ich in der beistehenden Figur (Fig. 17) zu vergegenwärtigen bestrebt war. Man sieht in der ganzen Ausdehnung des Zellkörpers, eingebettet in eine fast ungefärbte Grundmasse, eine grosse Anzahl auffallend derber stark chromophiler Schollen und Körner, die dem Zellkörper ein merkwürdig scheckiges, „tigerfellähnliches" Aussehen verleihen. Als „Körnchen" oder „Granula" kann man diese Gebilde auch in des Wortes unpräjudizierlichster Bedeutung nicht bezeichnen; dazu sind sie viel zu voluminös. So derbe Einlagerungen



Fig 17.
Grosse motorische Ganglienzelle aus dem Vorderhorn des Ochsen. Thioninfärbung.

[1]) H. Rosin, Über eine neue Färbungsmethode des gesamten Nervensystem nebst Bemerkungen über Ganglienzellen und Gliazellen. Neurolog. Centralbl., Jahrg. XII, 1894, p. 803.

kommen meines Wissens sonst bei keiner anderen Zellgattung des Organismus vor. Am dichtesten häufen sie sich gewöhnlich um den Kern herum an, doch durchsetzen sie oft ganz gleichmässig die ganze Zelle. In Bezug auf ihre Dichtigkeit kommt natürlich sehr viel einerseits auf die Dicke des Schnittes, andererseits darauf an, ob die betreffende Zelle durch das Messer median oder tangential getroffen ist. Schon an halbwegs dicken Schnitten erscheinen die Zellen wie vollgepfropft mit diesen Gebilden, so dass von der Zwischensubstanz kaum etwas zu sehen ist und die Schollen selbst nur gegen die Ränder der Zelle hin und in den Fortsätzen als isolierte Körperchen in die Erscheinung treten. Feine Schnitte dagegen zeigen sie, wie auf Fig. 17, in grösseren Zwischenräumen, durch die helle Grundsubstanz von einander getrennt.

Die Grösse und Dichtigkeit der Schollen ist übrigens in den einzelnen Zellen einem gewissen Wechsel unterworfen[1]), und dann verhalten sich auch die einzelnen Tierspezies in dieser Beziehung etwas ungleich. So fand ich die Schollen besonders derb, nicht nur im Verhältnis zur Grösse der Zellen, sondern auch absolut, in den Vorderhornzellen des Kaninchens. Im Rückenmark des Menschen und des Ochsen, das ich zu meinen Untersuchungen hauptsächlich benutzt hatte, scheinen sie ungefähr die gleichen Dimensionen zu haben. Aber auch in derselben Zelle findet man alle Grössen vertreten, und es kommen neben den richtigen Chromophilschollen überall noch zahlreiche kleinere Gebilde vor, die den Namen Granula schon eher verdienen.

Diese merkwürdigen Gebilde zeigen in mehreren Beziehungen ein verschiedenes Verhalten im centralen Teil der Zelle und in deren peripherischen Zonen sowie auch in den Dendriten. In diese letzteren hinein setzen sie sich nämlich eine Strecke fort, während der Nervenfortsatz davon frei bleibt. In den inneren Teilen präsentieren sich die meisten, wenigstens an den gleichmässig sternförmig entwickelten grösseren Zellen wie etwa Fig. 17, als rundliche oder ovoide, oft unregelmässig gestaltete Klümpchen, nur wenige weisen eine ausgespro-

[1]) Nach Nissl (Neurol. Centralbl. 1894. p. 100) stehen diese Verschiedenheiten in einer gesetzmässigen Beziehung zur Grösse der Zellen. In den ganz grossen Zellen sind die Plasmakörper scharf umgrenzt, in ausgesprochenen Abständen voneinander liegend, in den mittelgrossen rücken sie schon viel näher aneinander, bei den kleinen stellt der Zelleib einen einheitlichen tiefgefärbten Körper dar, ohne innere Differenzierung. Es giebt also helle, dunkle und sehr dunkle Zellenindividuen unter den Vorderhornzellen.

chene Stäbchenform auf. Auch scheinen sie hier in regellosem, ungezwungenem Nebeneinander angehäuft zu sein; von einer konzentrischen „zwiebelschalenähnlichen“ Anordnung vermag ich an meinen Präparaten hier nichts zu finden. Ich finde mich in dieser Beziehung in Widerspruch mit einigen Autoren, namentlich mit de Quervain[1]; eine so regelmässige Gruppierung, wie sie dieser Autor in seinen Figuren 1—5 darstellt, habe ich an den sternförmigen Zellen nie gefunden. Namentlich in den grösseren Zellen kann von einer konzentrischen Anordnung der Chromatinschollen nach meinen Erfahrungen in den inneren Bezirken des Zellleibes keine Rede sein. Auch treten sie hier, wie ich nochmal betonen möchte, hauptsächlich in Gestalt von mehr rundlichen Ballen in die Erscheinung und es scheint mir daher durchaus nicht motiviert, die in Rede stehenden Bildungen, wie es de Quervain thut, im allgemeinen als chromophile „Spindeln“ zu bezeichnen, um so weniger, da ich gerade in der rundlichen Gestalt ihre Grundform erblicke.

Aber gegen die Peripherie der Zelle hin ändert sich dieses Verhalten in merkwürdiger Weise. Man kann sich die zu beschreibende Erscheinung am besten in der Weise vergegenwärtigen, wenn man ausgeht von der Vorstellung der noch im Werden begriffenen Zelle. Schon auf dem Neuroblastenstadium, zu einer Zeit, wo die Zelle ein glatt abgegrenztes, rundliches Klümpchen darstellt, muss diese chromophile Substanz angelegt sein, u. zw. in Form gleichmässiger, wahrscheinlich sphärischer Bildungen. Nun bilden sich aus dem Zellkörper die Dendriten heraus, auf die schon p. 49 dargelegte Weise, in der Art nämlich, dass sich die peripherischen Protoplasmateile zu allmählich länger hervortretenden Fäden ausziehen. In die pseudopodienartig vorspringenden Dendriten werden nun auch die der betreffenden Protoplasmaportion zugehörigen Chromophilschollen mit hineingeschwemmt, aber wegen der Dünne der Fortsätze in spärlicher Zahl und dazu aus leicht verständlichen mechanischen Gründen in stäbchenförmig ausgestreckter Gestalt. Diese Formveränderung prägt sich aber nicht nur innerhalb der Dendriten aus, sondern kommt schon an den Hügeln zum Ausdrucke, mit denen diese entspringen; auch in diesen Hügeln veranlasst die nach den Dendriten hin gerichtete Strömung eine bestimmte, gegen ihre Spitze hin konvergierende

---

[1]) Fr. de Quervain, Über die Veränderungen des Centralnervensystems bei experimenteller Cachexia thyreopriva der Tiere. Virchow's Archiv, Bd. 133 1893, p. 481.

Anordnung der Plasmaschollen. Die hier gegebene Beschreibung ist nicht nur in deskriptivem Sinne, sondern auch im Sinne eines wirklichen histiogenetischen Geschehens zu verstehen, denn dies muss thatsächlich die Art und Weise sein, wie sich die Dinge bei dem Embryo abspielen. Die in der Entwickelungsweise begründete, mechanisch veranlasste Besonderheit wird nun in der dauernden Gestaltung und Anordnung der Zellenbestandteile fixiert. Prüft man den Zellkörper von der Gegend des Kerns nach der Peripherie hin gehend, so gewahrt man, dass die Schollen erstens allmählich ovoider werden, eine längliche, spindel- oder stäbchenförmige Gestalt annehmen, und zweitens sich mehr und mehr nach den Dendriten hin richten, in der Weise, dass sie in deren Wurzeln bündelartig konvergierend eintreten. An denjenigen Stellen der Zellenperipherie, die zwischen den Ursprüngen der Dendriten liegen, erscheinen die Stäbchen parallel mit der Oberfläche gelagert, eine Anordnung, die sich ebenfalls leicht auf den orientierenden Einfluss der Dendriten zurückführen lässt. So wird die Zelle, schon mit schwächeren Vergrösserungen betrachtet, an ihrer Peripherie teils eine parallel-konzentrische, teils eine nach den Dendritenursprüngen gerichtete, auswärts konvergierende Streifung erkennen lassen. Diese Streifung nun ist eine altbekannte, oft beschriebene Erscheinung, sie findet sich in vielen Zeichnungen aus den vergangenen Jahrzehnten bildlich wiedergegeben, wenn auch vielfach unklar oder im Gegenteil allzu deutlich, in der Form längerer Fibrillen.

Diese Darstellung bezieht sich im wesentlichen auf die typischen gleichmässig sternförmig gestalteten Zellen; bei den länglichen Elementen — einer Form, die man als eine sekundäre Umgestaltung auffassen kann — besteht insofern ein etwas anderes Verhalten, als die meisten chromophilen Körperchen von dieser Formveränderung auch mitbetroffen erscheinen, d. h. eine mehr ovoide Gestalt aufweisen. Es ergiebt sich aus all diesen Thatsachen eine grosse Plasticität unserer Körperchen, eine strenge Abhängigkeit ihrer Form von dem Ausdehnungszustande des betreffenden Zellkörperstückes, dem sie angehören.

Betrachtet man an diesen Schnitten mit Hilfe stärkerer Linsen die Konturen der einzelnen Schollen, so ergiebt sich, dass sie selten von ganz scharfen Linien begrenzt sind, vielmehr in der Regel unregelmässige, oft zackige Grenzen aufweisen, vielfach auch an ihren Rändern wie in kleine Granula aufgelöst erscheinen. Auch im Innern lassen sie eine vollkommene

Homogenität vermissen, helle und dunkle Stellen wechseln in ihnen ab, Vakuolen sind ab und zu sichtbar, und man bekommt oft den Eindruck, als hätte man es in den Schollen mit nichts anderem als mit Konglomeraten von kleineren Bildungen zu thun. Für alle Schollen passt aber eine solche Auffassung gewiss nicht und ich möchte de Quervain nicht beistimmen, wenn er alle „chromophilen Spindeln" als Multipla von feinen Körnchen bezeichnet.

Sehr charakteristisch ist das Verhalten unserer Körperchen in den Dendriten. Es wurde schon oben gesagt, dass sie sich auch in diese hineinerstrecken. Aber sie finden sich in ihnen nur in sehr spärlicher Zahl und hören in einiger Entfernung von der Zelle, sobald der Dendrit eine gewisse Dünne erreicht hat, ganz auf. Auch zeigen sie hier eine ganz andere Gestalt und Beschaffenheit, als in den inneren Teilen des Zellkörpers; sie bilden sehr schmale, lange, gradlinige Stäbchen, die an den Enden gewöhnlich zugespitzt sind und streng in der Längsrichtung des Fortsatzes liegen. Auch sind sie von dichterer, im Innern gleichmässiger Beschaffenheit und weisen scharfe Ränder auf. Man findet sie in der Nähe des Zellkörpers noch zu zweien oder dreien nebeneinander, in der Längsrichtung sich fast zu kontinuierlichen Reihen aneinander gliedernd, aber schon etwas weiter von der Zelle weg gewinnt die Grundsubstanz die Oberhand und nur noch sporadisch taucht von Stelle zu Stelle ein Stäbchen auf. Sie haben ihre Lage bald mitten im Protoplasma des Fortsatzes, bald aber auch, wie ich im Gegensatz zu de Quervain hervorheben möchte, bestimmt auf dessen Oberfläche, eine sanfte Hervorwölbung oder auch einen kleinen Höcker des Fortsatzes bedingend, und es ist sehr wahrscheinlich ja direkt evident, dass die Varikositäten, die man an den Dendriten an Golgipräparaten wahrnimmt, teilweise wenigstens durch diese oberflächlichen Ansammlungen chromophiler Substanz hervorgerufen werden.

Sehr schön kommt an diesen Präparaten der Ursprung des Nervenfortsatzes zur Anschauung. Natürlich wird er, besonders an feinen Schnitten, nur an einzelnen Zellen gerade im Schnitte enthalten sein. Sofern er aber da ist, giebt es nichts Leichteres als ihn aufzufinden, sobald man erst auf diese Verhältnisse aufmerksam geworden ist. Besonders deutlich prägt er sich an den motorischen Nervenzellen des Ochsenrückenmarkes aus. Es wurde schon an einer früheren Stelle (p. 56), bei Besprechung der Golgi-Bilder, gesagt, dass der Axon stets mit einem

sehr charakteristischen kleinen Hügel vom Zellkörper entspringe. Dieser Hügel gehört nun, wie das die Magenta-, Thionin-, Methylenblau- und andere Präparate sehr entschieden ergeben, vermöge seiner Struktur schon zu dem Fortsatze, er ist nicht mehr als ein Bestandteil der Zelle aufzufassen. Denn er ist, ebenso wie der Nervenfortsatz, schon von durchsichtiger, homogener Beschaffenheit, die granulierte Masse des Zellkörpers hört an der Basis des Hügels mit einer ziemlich scharfen, gegen das Innere der Zelle konkaven Linie auf. An der Grenze liegt oft eine Schichte besonders feiner Granula. Da der Hügel infolge seiner ausgehöhlten Grenzlinie ziemlich tief in den Zellkörper hineingreift, erscheint er an Färbepräparaten viel grösser, er präsentiert sich viel mehr als eine distinkte Bildung, als an den Golgi-Bildern. Auf das markante Verhalten des Nervenfortsatzes bei der Nissl'schen Färbung hat, soweit mir bekannt, K. Schaffer[1]) zuerst hingewiesen.

Wie verhält sich das Pigment im Zellkörper den neuen Färbungen gegenüber? Diese Frage muss schon deshalb von Interesse sein, weil die Antwort darauf nicht ohne Einfluss sein wird auf die Entscheidung der Frage, ob das Pigment nicht etwa identisch sei mit der Substanz der beschriebenen Schollen? — Es stellt sich nun in dieser Hinsicht heraus, dass das Pigment bei all den oben genannten Färbungen ungefärbt bleibt; die hellgelbe Masse des Pigmentklumpens hebt sich als heller Fleck aus der dunkel gefärbten chromatinbeladenen Zelle hervor. Wenn man also einerseits die Möglichkeit zugeben muss, dass sich die feinen Körnchen, aus denen das Pigment besteht, ursprünglich aus der gleichen Masse entwickeln, aus der jene Substanzportionen hervorgehen, so kann es anderseits angesichts ihres verschiedenen tinktoriellen Verhaltens als sicher gelten, dass sie in ihrem fertigen Zustande eine andere chemische Beschaffenheit aufweisen als diese.

Es ist nunmehr noch die Frage zu diskutieren, was die Plasmaschollen eigentlich darstellen? Vor allem ist natürlich der Einwand zu untersuchen, ob hier nicht vielleicht Kunstprodukte vorliegen, ob es sich nicht etwa um eine durch die Wirkung der Reagentien, namentlich des Alkohols herbeigeführte Zerbröckelung von etwaigen fadenförmigen Bestandteilen der Zelle handle? Ein solcher Ein-

---

[1]) K. Schaffer, Kurze Anmerkung über die morphologische Differenz des Achsencylinders im Verhältnisse zu den protoplasmatischen Fortsätzen bei Nissl's Färbung. Neurol. Centralbl., Jahrg. XII, 1893, p. 849.

wand wäre freilich ganz ungewöhnlich, denn wohl noch niemals haben körnerartige Einlagerungen in den Zellkörper, wie sie ja bekanntlich vielfach auch in anderen Zellgattungen des Organismus vorkommen, eine derartige Deutung erfahren. Aber man könnte sagen, hier liege ein inkommensurabler Fall vor, denn andere Methoden der Untersuchung zeigen hier im Zellkörper einen fibrillären Bau. Nun muss ich es aber auf Grund meiner Nachprüfungen bezweifeln, dass man bei irgend einer Behandlungsweise richtige isolierte längere Fäden in den centralen Nervenzellen mit Sicherheit nachzuweisen im stande sei. Alles was man sehen kann, ist eine undeutliche parallele Streifung, aber auch nicht im inneren Teile des Zellkörpers, sondern stets nur in dessen peripherischen Bezirken, da wo die Dendriten abgehen, eine Erscheinung, die sich ohne weiteres auf die beschriebenen, an jener Stelle stäbchenförmig gestalteten und in einer bestimmten Weise orientierten färbbaren Substanzportionen zurückführen lässt.

Granula im Altmann'schen Sinne können die Schollen unmöglich sein, dazu sind sie viel zu derb. Es wäre allerdings möglich, dass sie, wie de Quervain vermutet, durchgehends Komplexe von feineren Körnchen sind, aber eine solcher diskontinuierlicher Aufbau lässt sich nur an einer kleinen Anzahl von Schollen nachweisen, für die anderen würde es sich höchstens um eine Hypothese handeln und dann könnten diese Körnchen doch nicht Granula im Altmann'schen Sinne sein, denn auch diese würden durchaus nicht, wie es Altmann für seine Bioblasten beansprucht, die letzte Struktureinheit der Zelle darstellen. Neben den färbbaren Bestandteilen des Zellplasmas besteht nämlich, wie wir sogleich sehen werden, bestimmt nachweisbar noch eine andere achromatische zarteste Protoplasmastruktur; hier handelt es sich offenbar mehr um besondere, in Beziehung zur allgemeinen Zellstruktur sekundäre Einschlüsse in den Zellleib des Neurocyten.

Es erhebt sich die Frage: sind die Nervenkörnchen nicht etwa nur chromatinreiche Verdickungen von achromatischen Fäden, die sich vielleicht bei den eingeschlagenen Färbungsmethoden dem Blicke entziehen? Dies führt uns zur Frage des Baues der Grundsubstanz der Nervenzellen. Es wurde schon oben gesagt, dass an sehr feinen Schnitten die Körner durchaus nicht dicht beieinander liegen, sondern durch Zwischenräume getrennt sind, wo dann die Grundmasse der Zelle deutlich zu Tage tritt. Wendet man nun die stärksten Vergrösserungen an (Zeiss, Homogene Immersion, Apochr. 20 mm, Apert 1,30), so erscheint an Stelle

der scheinbar homogenen Beschaffenheit, die dieses Zwischenprotoplasma bei mittleren Vergrösserungen zeigt, eine feine, intime Struktur: hellere, ungefärbte Pünktchen tauchen in dicht gedrängter Lagerung auf und verleihen dem Protoplasma ein schaum- oder wabenartiges Aussehen. Die Färbemethoden, deren ich mich bedient hatte, sind nicht geeignet, ein tieferes Eindringen in diese äusserst feine Struktur zu ermöglichen, man kann sich kaum eine Rechenschaft darüber geben, was man sieht und ich konnte daher durchaus nicht ins Klare kommen, welche Deutung man jenem Bilde zu geben habe, ob ein netzförmiger oder ein aus zarten Fädchen bestehender Bau vorliege. Jedenfalls liessen sich aber aus dem, was ich gesehen habe, zwei Schlüsse ableiten: erstens dass wenn jene hellen Punkte auch Fibrillen entsprechen, es sich bloss um minimal kurze Fädchen und gewiss nicht um längere, zusammenhängende Gebilde handeln könne, und zweitens, dass, wenn derartige Bildungen auch da sind, sie zu den Chromatinschollen in keiner direkten Beziehung stehen. Das dargelegte zarte achromatische Gefüge lässt sich auch am Ursprungskegel des Axons nachweisen. Im Achsencylinder selbst gelang mir sein Nachweis nicht mehr; dieser erschien an meinen Präparaten stets homogen und liess weder von einer Granulation, noch aber, was ich besonders hervorheben möchte, von einer fibrillären Struktur etwas erkennen.

Ich möchte noch im Anschluss an die mitgeteilten Beobachtungen mit einigen Worten über die Befunde berichten, die ich an der Hand der genannten Färbungsmethoden, namentlich der Nissl'schen Magentarot- und Methylenblaufärbung, an den Ganglienzellen des Lobus electricus des Torpedogehirns erhalten habe. Ich glaube diese Beobachtungen hier aus dem Grunde einschalten zu dürfen, weil diese Zellen lange geradezu als klassische Objekte für den Nachweis der fibrillären Struktur sowie für das Studium des Protoplasmabaues der Nervenzellen überhaupt gegolten haben und teilweise auch noch jetzt als solche gelten. Es sind das ziemlich grosse, rundliche, multipolaro Zellen, die sich im dorsalen Teil der Medulla oblongata des Zitterrochens dicht gedrängt zur Bildung eines ansehnlichen Vorsprunges anhäufen. Die neuen Färbungen ergeben entschieden, dass auch diese Elemente nicht eine fibrilläre, sondern eine ausgesprochen granuläre Struktur haben, wie das schon von Boll[1]), M. Schultze[2]) gegenüber betont wurde. Auch hier setzt sich der Zellkörper aus zwei Teilen zusammen: aus einer schwach färbbaren Grundmasse und einer stark chromophilen Substanz, die in die erstere in Form

---

[1]) Fr. Boll, Die Histologie und Histiogenese der nervösen Centralorgane. Archiv f. Psychiatrie und Nervenkrankheiten.

[2]) M. Schultze, Über die Strukturelemente des Nervensystems. Stricker's Handbuch d. Lehre von den Geweben. Leipzig 1871. Bd. I, p. 131.

von zahlreichen kleinen Körperchen eingelagert ist. Diese Körperchen sind hier im allgemeinen kleiner als die derben Schollen der Rückenmarkszellen der Säugetiere, aber doch wieder voluminöser als etwa die Körnchen in den Zellen der Spinalganglien. Sie sind alle von ungefähr gleicher, elliptischer Form; was aber für sie das Charakteristischste ist, das ist ihre Anordnung: sie gruppieren sich nämlich in der ganzen Breite der Zelle zu ziemlich regelmässigen, konzentrisch um den auffallend grossen Kern herum angeordneten Kreisen. Zwischen den von den Klümpchen gebildeten Linien finden sich hellere Schichten. Am strengsten ausgesprochen erscheint die kreisförmige Anordnung in der innersten, unmittelbar den Kern umgebenden Zone des Zellkörpers, hier weisen die Körperchen auch eine stärkere Färbbarkeit auf. Merkwürdig ist das Verhalten der Dendriten; sie sind im Verhältnis zu dem plumpen Zellkörper auffallend dünn und zwar sind sie es gleich von ihrem Ursprunge an; sie lösen sich ringsum von der Zelle wie dünne Fädchen ab. Die chromophilen Klümpchen setzen sich nicht, wie in den Vorderhornzellen, kontinuierlich in sie hinein fort, sondern hören an ihrer Basis wie abgeschnitten plötzlich auf, aber in einiger Entfernung vom Zellkörper taucht in ihnen in der Regel doch wieder ein länglich-ovales derbes Knötchen auf, später ein zweites, manchmal noch ein drittes. Auf die Anordnung der chromophilen Körper in der Peripherie des Zellleibes sind die Dendriten, anders als bei den Vorderhornzellen, ganz ohne Einfluss. Der starke Nervenfortsatz entspringt mit einem breiten, homogenen, körnerfreien Hügel, am meisten mit dem Verhalten bei den Spinalganglienzellen vergleichbar. Der Kern ist wie gesagt sehr umfangreich, aber strukturarm: eine richtige, von Flüssigkeit gefüllte Blase. In der Mitte sitzt ein grosses Kernkörperchen, eingeschlossen in ein lockeres Fadengerüst. Aus den Tinktionsbildern dieser Zellen kann man folgern, dass sie frisch untersucht, eine sehr ausgeprägte konzentrische Streifung aufweisen müssen. Schliesslich sei noch erwähnt, dass sich an der Oberfläche der Zellen eine relativ breite homogene Rindenschicht findet.

b) Bau der Spinalganglienzelle. Wer sich über die verschiedenen Ansichten, die über die feinere Struktur der Nervenzellen der Spinalganglien in den vergangenen Jahrzehnten hervorgetreten sind, gründlich orientieren will, findet sie sehr ausführlich zusammengestellt in einer diesem Gegenstand gewidmeten Arbeit Flemming's[1]) aus dem Jahre 1882. Auch hier wurde, wie bei den centralen Zellen, von verschiedenen Seiten eine fibrilläre Struktur beschrieben, indessen tauchen hier schon sehr früh Angaben auf, nach denen diesen Elementen mehr eine körnige Beschaffenheit zukomme. So hat Arndt[2]) schon im Jahre 1874 verschiedene Arten von „Elementarkügelchen“ in den Spinalganglienzellen unterschieden, kleinere und grössere, blasse und hell-

[1]) W. Flemming, Vom Bau der Spinalganglienzellen. Festschrift für Henle, Bonn 1882, p. 12.

[2]) R. Arndt, Untersuchungen über die Ganglienzellen des Nervus sympathicus. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. X, 1874, p. 208.

glänzende. In ähnlicher Weise schildern auch Key und Retzius[1]) (1876) die Zusammensetzung der Spinalganglienzelle. Sie besteht nach diesen Forschern aus einer homogenen Grundsubstanz, in die zahlreiche stärker lichtbrechende runde oder ovale Körnchen eingelagert sind. Diese Körnchen können in Reihen angeordnet erscheinen und so eine konzentrische fibrilläre Streifung vortäuschen. Flemming selbst kam auf Grund seiner Untersuchungen dazu, in den Spinalganglienzellen eine Struktur aufzustellen, die zwischen der von früheren Beobachtern beschriebenen fibrillären und der von Arndt, Key und Retzius u. a. vertretenen körnigen Struktur die Mitte hält. Zusammenhängende, längere Fibrillen, wie sie M. Schultze, Schwalbe, Ranvier u. a. beschrieben, vermisste Flemming, dagegen fand er als Hauptelemente des Zellkörpers zahlreiche gleichmässig verteilte minimal kurze Fädchen, von denen er angiebt, dass sie so viele Windungen und Knickungen beschreiben und so kompliziert zwischen einander hindurchgeschlungen sind, dass es unmöglich ist, zu bestimmen, ob sie netzartig verbunden oder von einander getrennt sind. Alle diese Fädchen tragen aber noch dickere Knötchen oder Körner, die in einzelnen Zellen feiner, in anderen wieder durchgehend gröber sind; die feinkörnigen und grobkörnigen Zellen liegen bunt durcheinander gelagert, ohne eine bestimmte Gruppierung. Die Frage, ob die Körnerbildungen Verdickungen der Fädchensubstanz, oder selbständigen, den Fäden nur angelagerten Körperchen entsprechen, oder ob es sich schliesslich etwa nur um Aufknäuelungen der Fädchen handelt, glaubte Flemming offen lassen zu sollen. Flemming hatte seine Objekte mit $^1/_6$—$^1/_4$%iger Chromsäure fixiert, in Alkohol nachgehärtet und in Hämatoxylin und Safranin gefärbt. Zum Vergleiche wurde indes auch die Härtung in Alkohol, Pikrinsäure und Osmium herangezogen; alle diese Behandlungen ergaben aber nur das gleiche Bild.

Seit Flemming's wichtiger Darstellung sind wieder mehrere Angaben über unseren Gegenstand zu Tage getreten. Ich sehe hier zunächst von jenen Mitteilungen, die die Chromophilie der Zellen betreffen, ab, da sie sich nicht direkt auf die Protoplasmastruktur beziehen.

Ich selbst[2]) habe bei meinen Untersuchungen an den Spinal-

---

[1]) A. Key und G. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm 1876, II. Hälfte, p. 34.

[2]) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 26, 1886, p. 370.

ganglien des Frosches nach Osmiumeinwirkung an manchen Zellen. nicht an allen, eine sehr ausgesprochene konzentrische Anordnung, oft geradezu Zerklüftung des Protoplasmas wahrgenommen, doch war es mir klar, dass es sich bei diesen Bildern weniger um eine eigentliche feinere Protoplasmastruktur — dazu erschien jene Streifung zu grob — als vielmehr nur um den summarischen Ausdruck gewisser bei der Osmiumbehandlung unsichtbarer feinerer Strukturverhältnisse handeln könne. Auch schien es mir nicht ausgeschlossen, dass, wie schon Key und Retzius behauptet hatten, diese Zeichnung als Kunsterzeugnis auf der Wirkung der Reagentien beruhe. Ich muss auch heute, nach erneuter Durchsicht meiner im Jahre 1885 gefertigten Präparate, Flemming beistimmen, dass die Osmiumsäure nicht das geeignete Mittel ist, um die Zellstruktur der Spinalganglienzellen zur Ansicht zu bringen. Der Vorteil eines relativ geringeren Schrumpfungsgrades wird reichlich aufgewogen durch den Nachteil, dass die Zellen ein homogenes Aussehen annehmen und weiteren Färbungen unzugänglich sind.

Erik Müller[1]) schloss sich ganz an Flemming's Darstellung an. Die Arbeit Wollenberg's[2]) umfasst mehr die pathologischen Veränderungen der Spinalganglienzellen bei Tabes, die normale Struktur wird nur gestreift.

Die allerjüngste Zeit brachte uns wieder eine sehr beachtenswerte Darstellung über unseren Gegenstand aus der Feder Nissl's[3]), die wir etwas genauer ins Auge fassen müssen. Nissl hat selbstredend Alkoholhärtung und seine eigene Methylenblaumethode verwendet. Als Bestandteile der Zelle schildert er eine mit Methylenblau nicht färbbare Grundsubstanz und zahlreiche den Farbstoff stark fesselnde Knötchen, die grösser und kleiner, rund und oval, manchmal eckig und unregelmässig geformt sind und allerfeinste fädige Ausläufer besitzen. Sie sind ungefähr konzentrisch um den Kern herum aufgereiht, so, dass sich sowohl zwischen den einzelnen Knötchen wie auch zwischen den einzelnen Schichten ungefärbte Substanzlagen befinden. Der Kern besitzt eine zarte, gefärbte Kernmembran, ein zierliches netzförmig angeordnetes Kerngerüste, 1, 2 ja 3 Nukleolen, oft auch noch Neben-

---

1) E. Müller, Untersuchungen über den Bau der Spinalganglien. Nord. med. Arkiv, Bd. XXIII, Nr. 26, p. 18—25.

2) R. Wollenberg, Untersuchungen über das Verhalten der Spinalganglien bei Tabes dorsalis. Archiv f. Psychiatrie, Bd. XXIV, 1892.

3) Fr. Nissl, Mitteilungen zur Anatomie der Nervenzelle. Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, Bd. 50, 1894, p. 370.

nukleolen. Der Fortsatz entspringt aus einem halbmondförmig gegen den übrigen Zellleib abgesetzten Hofe, der vorwiegend aus ungefärbter, aber sich durch charakteristisches Lichtbrechungsvermögen auszeichnender Substanz besteht. Die einzelnen Zellen zeigen, bei sonst im wesentlichen gleicher Struktur, einen verschiedenen Gehalt an färbbarer Substanz. Darauf beruhen jene Verschiedenheiten in der Färbung der Zellen, die Flesch als Ausdruck einer chemisch verschiedenen Konstitution der protoplasmatischen Substanz aufgefasst hat. Bei den „chromophilen Zellen" umgeben die Knötchen in dichterer Schichtung den Kern und sind auch vielfach grösser; auch der Kern weist hier ein dichteres Kerngerüste auf. Bei den in der Mehrzahl vorhandenen „chromophoben" erscheinen die Knötchen weniger dicht gelagert und kleiner. Nissl scheint geneigt, diese Verschiedenheiten auf die Differenzen des augenblicklichen Thätigkeitszustandes zurückzuführen, nicht aber, wie Flesch will, auf eine generell verschiedenartige funktionelle Bedeutung der Zellen.

Ich habe mich nun selbst in der letzten Zeit mit diesem Thema abgegeben, und zwar dienten mir als Hauptuntersuchungsmaterial die Spinalganglien des Ochsen. Die Nervenzellen zeichnen sich hier durch grosse Dimensionen aus, sie sind viel umfangreicher als die in den menschlichen Spinalganglien und stellen daher für das Studium des Zellenbaues besonders bequeme Specimina dar. Immerhin hätte ich das menschliche Material vorgezogen, wenn es mir in gewünschter Frische und von gesunden, kräftigen Individuen zur Verfügung gestanden hätte. Die Wahl dieses Objektes involviert allerdings den Nachteil, dass ich nun nicht weiss, inwieweit ich meine Ergebnisse mit denen Nissl's, die sich auf die Ganglien des Menschen beziehen, in direkte Parallele bringen darf. Es können ja Verschiedenheiten von Spezies zu Spezies obwalten. An den Ganglien eines an einem Herzfehler verstorbenen Mannes, die ich untersucht hatte, fand ich die Zellen, wahrscheinlich infolge des nicht ganz tadellosen Erhaltungszustandes und vielleicht auch durch pathologische Vorgänge soweit verändert, dass von ihrer Struktur nicht mehr viel zu sehen war.

Bei den Spinalganglienzellen lässt sich schon in frischem Zustande, wenn man sie ohne Zusatz zerzupft und mit starken Vergrösserungen untersucht, ganz deutlich eine feinkörnige Beschaffenheit konstatieren, ja man kann sogar die Körner gegen die Ränder hin als isolierte Bildungen wahrnehmen. Sie erscheinen sehr dicht und gleichmässig durch die ganze Zelle angeordnet. Ob es sich dabei aber wirklich um Körnchen oder um den optischen

Ausdruck von Fäserchen oder dergleichen handelt, darüber geben solche Präparate natürlich keinen Aufschluss, und man sieht sich auch hier veranlasst, auf eine feinere histologische Technik zu rekurrieren.

Zur Fixierung und Härtung hat mir auch hier der Alkohol (95 %) die besten Dienste geleistet, Formol, das ich in 12 %iger Lösung herangezogen hatte, gab fast ebenso gute Resultate, doch möchte ich dem Alkohol noch immer den Vorzug geben, indem dabei die Körnchen des Zellleibes etwas schärfer abgegrenzt hervorzutreten schienen. Als Färbemittels bediente ich mich auch hier mit gutem Erfolge des Thionins, in der schon oben dargelegten Weise, indess muss ich gestehen, dass ich mit Magentarot und Nissl's Methylenblauverfahren, welch letzteres ich streng nach den neuesten Vorschriften[1]) Nissl's angewendet habe, ebenso gute Bilder erhielt als mit der Thioninfärbung.

Beide Fixierungsmethoden freilich, Alkohol wie Formol, leiden an dem Übelstande, dass sie an manchen Zellen eine Schrumpfung des Zellprotoplasmas herbeiführen, was sich darin ausspricht, dass die Zelle sich von der Kapsel etwas retrahiert; namentlich an den grösseren Zellen kommt jener Spaltraum manchmal stark ausgeprägt zum Ausdrucke[2]). Der Chromsäurehärtung, der sich Flemming bedient hat, kommt in dieser Beziehung vielleicht ein kleiner Vorsprung vor unserer Methode zu: sind die Schrumpfungserscheinungen auch bei ihr vorhanden, so sind sie vielleicht doch nicht so ausgesprochen wie bei diesen. Dafür aber ist sie nach meinen Erfahrungen für die Zellstruktur durchaus nicht so günstig, wie die Alkoholhärtung, oder wenigstens lassen sich mit ihr nicht so korrekte, so gute Resultate erzielen, wie mit dieser. Denn obgleich ich mich streng an das von Flemming eingeschlagene Verfahren gehalten habe (Fixierung in 1/6 %iger Chromsäure bei 24stündiger Einwirkung), mit Einschluss der von ihm benützten Färbungen, so wollte es mir, trotz ausgiebiger Entwässerung der Ganglien, nicht gelingen, befriedigende, klare Färbungen

---

1) Fr. Nissl, Eine neue Untersuchungsmethode des Centralnervensystems, speziell zur Feststellung der Lokalisation der Nervenzellen. Centralbl. f. Nervenheilkunde u. Psychiatrie, Bd. XVII, 1894, p. 337.

2) Ganz als Kunstprodukt kann diese pericelluläre Spalte nicht gelten; es muss ein feiner, die Ernährung der Zelle vermittelnder lymphatischer Raum zwischen der Zelle und ihrer derben Kapsel vorhanden sein. Übrigens fehlt die Spalte, namentlich an grösseren Zellen, auch bei der Osmiumfixierung nicht ganz, bei der ja bekanntlich kaum eine Schrumpfung eintritt. Genaueres über diesen pericellulären Lymphraum findet man in meiner Arbeit: Über die Spinalganglien des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 26, 1886, p. 370.

der Zellen zu erzielen. Stets erschien das Protoplasma an meinen Präparaten als eine undeutliche, matt granulierte, diffuse Masse, die sich auch bei den stärksten Vergrösserungen einer Analyse des inneren Baues entzog. Die Methode muss in Flemming's Händen andere Resultate geliefert haben als bei mir, das steht für mich ausser allem Zweifel; aber ich weiss nicht, worin ich gefehlt habe. Immerhin aber glaube ich mich zu dem Ausspruche berechtigt, dass der Alkoholhärtung vor derjenigen in Chromsäure, sofern man es auf das Zellprotoplasma abgesehen hat, ein Vorzug einzuräumen ist. Für das Studium der Kernstruktur liegt die Sache gerade umgekehrt.

Meine Erfahrungen weichen sowohl von denen jener Forscher ab, die die Spinalganglienzellen als einen Komplex längerer Fibrillen auffassen, wie auch von denen Flemming's. Ich finde im Zellkörper weder eigentliche Fibrillen, noch aber kurze Fädchen, wie sie Flemming beschreibt, sondern eine schwach färbbare Grundsubstanz, und in diese in grosser Menge eingestreut lauter kleine Körnchen, die den von mir angewendeten Farbstoffen gegenüber eine grosse Affinität zeigen. Diese Körper sind im allgemeinen sehr viel feiner als die beschriebenen Plamaschollen in den centralen Nervenzellen, sie lassen sich mit ihnen gar nicht direkt vergleichen, sogar der von Nissl benutzte Ausdruck Knötchen scheint mir etwas zu vielsagend für sie; auch liegen sie viel dichter gedrängt als jene.

Während am frischen Präparat die Körnelung wie gesagt durch die ganze Zelle eine gleichmässige zu sein scheint, ergiebt sich am Färbepräparate ein anderes Bild. Die Zelle scheint fast immer aus zwei Schichten zu bestehen. Der Kern erscheint umgeben von einer Zone, in der die Körner viel dichter stehen und dadurch eine dunklere Färbung der Zelle hier veranlassen. Nach aussen hin nimmt ihre Dichtigkeit und damit die Färbungsnuance ab. Die Peripherie der Zelle wird von einer helleren Zone gebildet. Die beiden Zellgebiete gehen in der Regel allmählich ineinander über, nur ab und zu besteht eine schärfere Trennung zwischen der dunkeln endoplasmatischen und der hellen ektoplasmatischen Zone. Schon bei mittelstarken Vergrösserungen erkennt man noch ein zweites: die Thatsache, dass in dieser peripherischen Zone die Körnchen nicht ganz regelmässig neben einander angeordnet sind. sondern dass sie sich zu kleinen Gruppen ordnen, die mit einander netzförmig zusammenhängen. Diese Anordnung geht in die durchaus gleichmässige des centralen Gebietes unmerk-

lich über. Um Missverständnissen vorzubeugen, möchte ich betonen, dass es sich nicht um eine netzartige Struktur[1]), sondern nur um eine netzartige Gruppierung von Körnchen handelt, auch ist hervorzuheben, dass sich dieses Verhalten durchschnittlich so sehr nur auf die feinere Anordnung der Körnchen bezieht, dass bei schwächeren Vergrösserungen auch die peripherischen Abteilungen der Zelle das Bild einer gleichmässigen Körnelung darbieten; nur bei manchen Zellen erscheinen die Interstitien der Körnchengruppen so ansehnlich, dass sie schon bei der Anwendung von schwachen Linsen dem Zellkörper ein gesprenkeltes Aussehen zu verleihen im stande sind. Bei den tangential getroffenen Zellen weist natürlich das ganze Protoplasma einen netzartigen Habitus auf.



Fig. 18.
Spinalganglienzelle vom Ochsen. Magentarotfärbung.

Von einer konzentrisch geschichteten Anordnung der Körnchen, wie sie Nissl, allerdings für die Spinalganglienzellen des Menschen, beschreibt, konnte ich bei dem Ochsen in der überwiegenden Mehrzahl der Zellen nichts wahrnehmen.

Die Einzelform der Körnchen kommt in den peripherischen Schichten einer jeden Zelle, am besten aber an den tangential getroffenen Zellen zur Anschauung. Es ergiebt sich, dass es feine, punktförmige Bildungen sind, bald von rundlicher, bald mehr von länglicher, stäbchenförmiger oder unregelmässiger Gestalt, doch scheint mir die Kugelform immerhin zu prävalieren. Als Fädchen könnte ich sie unmöglich bezeichnen, selbst wenn sie eine etwas länglichere Form aufweisen. Die Angabe Nissl's, dass sie noch

[1]) Ich weiss nicht, inwieweit die Angaben von Lahousse (La cellule nerveuse et la névroglie. Anat. Anz. Jahrg. I, 1886) auf diese netzförmige Körnchenanordnung zu beziehen sind. Nach Lahousse „wird der Zellkörper von einem Netzwerk gebildet, dessen Maschen je entfernter vom Kern, desto weiter erscheinen". Aber an der Zelloberfläche lässt Lahousse dieses Netzwerk mit einem System von feinen Fortsätzen zusammenhängen.

feinere Fädchen entsenden, konnte ich nicht bestätigen; ich sehe nur abgerundete scharf begrenzte Knötchen. Dagegen stimme ich Nissl bei, wenn er sagt, dass die Körnchen nicht von gleicher Grösse sind; man findet etwas gröbere neben gerade noch an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden.

Eine sehr auffallende Erscheinung macht sich bei vielen Zellen darin bemerkbar, dass hart an der Peripherie oder bei Gegenwart eines noch zu besprechenden homogenen Saumes etwas darunter, die Körnchen dichtgedrängt sich zu einer marginalen Reihe anordnen, so dass die Zelle wie von einer allerdings nicht zusammenhängenden feinen dunkleren Linie umsäumt erscheint. Diese Anordnung tritt uns aber nur hier und da entgegen und kommt weniger den ganz grossen als den mittleren Zellen zu.

Ich habe vorstehend eine Darstellung des typischen Verhaltens der Nervenzellen gegeben, d. h. der Darstellung das Bild zu Grunde gelegt, das die Mehrzahl der Zellen darbietet. Es giebt aber viele Ausnahmen, die nun zur Sprache gebracht werden sollen.

Zunächst findet man eine ganze Anzahl von Zellen, die sich durch etwas gröbere Beschaffenheit ihrer Körnchen auszeichnen. Schon bei Flemming (a. a. O. p. 13) finden wir diese Thatsache registriert. Ich würde nicht anstehen, die Spinalganglienzellen ohne weiteres in grobgranulierte und feingranulierte einzuteilen, wenn dadurch nicht etwa die Vorstellung einer numerischen Gleichheit dieser Elemente hervorgerufen werden könnte. Die grobkörnigen Zellen bleiben nämlich hinter den anderen, den typischen feinkörnigen, an Zahl beträchtlich zurück; es handelt sich immerhin nur um Ausnahmeformen. Eine lokale Sonderung der beiden Zellengattungen besteht, wie das schon Flemming bemerkt, nicht, sie liegen vielmehr bunt durcheinander gewürfelt. Ist auch keineswegs ein gesetzmässiger Zusammenhang zwischen der Grösse der Zelle und den Dimensionen ihrer Körnchen nachweisbar, so kann man doch im allgemeinen sagen, dass eine gröbere Körnelung, im Gegensatz zu dem Verhalten bei den motorischen Vorderhornzellen, häufiger gerade bei den kleineren Exemplaren angetroffen wird; die ganz grossen Zellen weisen nach meinen Erfahrungen durchgehends eine sehr feingranulierte Beschaffenheit auf.

Auch in den grobkörnigen Zellen besitzen die Granula vorwiegend eine rundliche Gestalt, doch sind sie in viel grösseren Abständen von einander gelagert, als in der feinkörnigen Gattung

und dies ist ein zweites Charakteristikum dieser Elemente. Man darf vielleicht mit Rücksicht darauf die Vermutung hegen, dass die Gesamtmasse der färbbaren Substanz auch in den grobgekörnten Zellen nicht wesentlich grösser ist als in den anderen. Eine dritte Eigenschaft kommt nur einigen davon zu. Diese Eigenschaft besteht in der Gruppierung der Körner zu parallelen Kreisen; dies ist aber eine äusserst seltene Erscheinung, was ich Nissl gegenüber besonders betonen möchte, nur ein kleiner Bruchteil der grobgranulierten Zellen weist sie auf. Auch lässt sie sich im Falle ihres Vorkommens nicht überall in der Zelle, sondern mehr nur in den peripherischen Zonen nachweisen. Bei dieser konzentrischen Streifung hat es oft den Anschein, als wären hier statt der kleinen Granula längere stäbchenförmige, schollenartige Gebilde vorhanden; sieht man aber genauer zu, so erkennt man, dass es sich in den scheinbaren Stäbchen nur um ein dichteres Zusammentreten von linear neben einander angeordneten Körnchen, um eine Mehrheit von solchen handelt.

Um nicht eine falsche Vorstellung aufkommen zu lassen, muss ich bemerken, dass die gröbere Beschaffenheit der Granula durchaus nur als eine relative zu verstehen ist. An sich betrachtet vertragen auch noch diese Körnchen das Epitheton „fein“, vor allem im Vergleich mit den ganz anders beschaffenen derben Plasmaschollen der centralen Nervenzellen. Gleichwohl ist ihr Unterschied gegenüber den Granula der „feinkörnigen“ Elemente ausgesprochen genug, um den Zellen vermöge ihrer lebhaften Tinktion schon bei der Anwendung mittlerer Linsen ein etwas anderes Gepräge, namentlich eine etwas dunklere Farbennuance zu verleihen. Es ist freilich zu bemerken, dass der ungleiche Farbenton, den die Zellen an Magenta-, Thionin- oder Methylenblaupräparaten aufweisen, nicht ausschliesslich auf diesem Moment beruht, sondern vielfach auch darin begründet ist, ob die Zelle quer durch oder tangential getroffen ist. Auch dürfte darauf, wie v. Kölliker[1]) vermutet, der verschiedene Schrumpfungsgrad der einzelnen Zellen infolge der dadurch bedingten verschiedenen Dichtigkeitsverhältnisse der färbbaren Teile nicht ohne Einfluss sein. Schliesslich kommt auch sehr viel darauf an, wie dicht das beschriebene Körnchenretikulum in den Zellen ist, wie dicht die Körnchen überhaupt, einerlei ob sie zart oder derber sind, liegen.

---

[1]) A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre, 6. Auflage, II. Bd., 1893, p. 51.

Damit habe ich auch meinen Standpunkt in der vor einiger Zeit von Flesch und seinen Schülerinnen in Fluss gebrachten Frage nach dem Wesen der Chromophilie und Chromophobie einzelner Zellen gekennzeichnet. Flesch legte diesen von ihm an den Spinalganglien beobachteten Erscheinungen die Erklärung zu Grunde, dass die Tinktionsunterschiede aus einem differenten Chemismus der betreffenden Zellen folgen. Bei den Methoden, die Flesch und seine Schülerinnen angewendet hatten, kamen, wie wir das heute bestimmt sagen dürfen, die feinen Strukturverhältnisse der Zellen nicht zur Ansicht, und so wird man es erklärlich finden, wenn Flesch zu einer so allgemein gehaltenen Erklärung griff. Nissl hat nun demgegenüber, im Besitze einer verfeinerten Kenntnis des Zellengefüges, an der Hand vollkommenerer Methoden, den direkten Nachweis geführt, dass jene Farbendifferenzen durch eine anatomisch nachweisbare Ursache hervorgerufen werden: durch die verschiedene Grösse und den verschiedenen Aggregatzustand der stark färbbaren körnerartigen Bildungen im Zellprotoplasma. Aus dem Obigen geht schon hervor, dass ich mich insofern in prinzipieller Hinsicht ganz an Nissl anschliesse, als ich behaupten kann, dass diejenigen Farbenunterschiede, die ich an meinen Präparaten sehe, zumeist in greifbaren histologischen Verschiedenheiten des inneren Zellengefüges begründet sind, und dass dabei auch dem Umstande eine gewisse Rolle zukommt, ob die färbbaren Körper zarter oder gröber, dichter oder lockerer zusammengeordnet sind. Aber dass dies nicht das einzige Moment ist, das für die dunkle Färbung haftbar gemacht werden kann, habe ich schon oben dargelegt und brauche darauf nicht wieder zurückzukommen. Ich möchte nur noch bemerken, dass ich diese Farbenunterschiede an meinen Präparaten überhaupt nicht so stark ausgeprägt finde, dass ich es für berechtigt halten könnte, sie auch noch weiterhin immer wieder unter der Rubrik „Chromophilie und Chromophobie“ zu behandeln; es scheint mir vollkommen zu genügen und auch für ein richtiges Verständnis förderlicher zu sein, wenn man künftighin nur von den histologischen Strukturdifferenzen der Zellkörperbestandteile bei den einzelnen Zellen spricht.

Flesch[1]) hat das verschiedene tinktorielle Verhalten der Zellen vermutungsweise mit einer verschiedenen funktionellen Be-

[1]) M. Flesch, Mitteilungen der Naturforscher-Gesellschaft in Bern, 1887, p. 192. — Vergl. noch die unter Flesch's Leitung entstandenen Arbeiten von Koneff, Gitiss, Kotlarevsky.

deutung in Zusammenhang gebracht, während Nissl in den von ihm nachgewiesenen äquivalenten strukturellen Verschiedenheiten (verschiedene Stärke und Dichtigkeit der färbbaren Substanz) mehr den Ausdruck eines Wechsels von Thätigkeit und Ruhe zu erblicken geneigt ist, eine Ansicht, die übrigens auch schon von Flesch als eine zweite Möglichkeit zugegeben wurde. Ich möchte, soweit es sich um den Gegensatz von feinkörnigen und grobkörnigen Elementen handelt, keiner dieser Ansichten unbedingt beistimmen; das viel häufigere Vorkommen einer groben Granulation in kleineren Zellen lässt mich, in Beschränkung natürlich nur auf die Spinalganglien, eher die Vermutung aussprechen, dass vielleicht durch die geringeren Dimensionen der Zelle irgendwie mechanisch eine weniger fein aufgesplitterte Verteilung der färbbaren Plasmamasse wenn auch nicht gesetzmässig bedingt, so doch gefördert wird.

Eine zweite Eigenart, die an manchen Zellen vorhanden ist und den Blick schon bei flüchtiger Betrachtung fesselt, ist die Gegenwart von vacuolenartigen hellen Flecken. Sie liegen, wenn sie vorhanden sind, mehr in der peripherischen Zone der Zellen, 3—4 oder noch mehr an der Zahl und stellen sich als rundliche oder elliptische, in der Regel deutlich, oft sogar ziemlich scharf gegen das gekörnte Protoplasma abgegrenzte, verschieden grosse, oft den Kern an Umfang beträchtlich übertreffende helle Stellen dar. Figur 19 giebt uns einen Fall wieder. Diese Dinge sind nicht richtige Vakuolen im Sinne von strukturlosen, durchaus nur von Flüssigkeit ausgefüllten Räumen, denn sie werden einerseits soviel ich sehe von der normalen Grundsubstanz gebildet, andererseits aber entbehren sie der Körnchen nicht vollkommen, nur liegen diese in ihnen viel weiter auseinander, als anderswo. Dass es sich hier um eine Erscheinung handelt, die mit der dargelegten netzartigen Anordnung der Körnchen irgendwie verwandt sein muss, sei es, dass sie aus ihr hervorgeht, sei es, dass sie ein Vorstadium für jene abgiebt, lässt sich nicht nur a priori erschliessen, sondern durch den Nachweis allmählicher Übergangsformen zwischen dem einen und dem anderen Verhalten direkt demonstrieren. Vielleicht bietet für die Erklärung dieser



Fig. 19.
Spinalganglienzelle vom Ochsen mit „Vakuolen“. Magentarotfärbung.

Erscheinung die Thatsache eine Handhabe, dass die Vakuolen fast ausschliesslich nur an kleinen Zellen vorkommen.

Ich muss hinzufügen, dass auch die Elemente, die man als feingranuliert bezeichnen kann, in Bezug auf die Stärke ihrer Körnchen ein etwas verschiedenes Verhalten zeigen; ebenso wie sich auf der einen Seite alle Zwischenformen zu den grobgekörnten Elementen nachweisen lassen, so kann sich auf der andern Seite die Feinheit der Körnelung über das gewöhnliche Mass hinaus fast bis zu einem Zustande der annähernden Homogeneität der Zellen steigern, zu einem Verhalten, wo die Granula unmessbar fein und nur undeutlich als einzelne Bildungen erkennbar sind. Es bleibt freilich fraglich, ob ein solcher Zustand auch als etwas Normales aufzufassen sei. Nissl nimmt an, dass sich solche, gewöhnlich auch durch stärkere Tinktion auszeichnende Zellen, soweit ihre Eigenart nicht ein Erzeugnis der Behandlung ist, in einer im Rahmen der normalen Lebensvorgänge sich abspielenden regressiven Veränderung befinden. Für die Spinalganglienzellen sehe ich für eine derartige Auffassung keine Anhaltspunkte; da es sich stets um graduelle Unterschiede handelt, die sich durch alle Übergänge von dem durchschnittlichen Verhalten ableiten lassen, so liegt meines Erachtens kein zwingender Grund vor, in dem extremen Feinwerden der Körnchen etwas anders als den Ausdruck eines normalen morphologischen Zustandes zu erblicken.

Ich möchte hier auf die Thatsache zurückkommen, dass die Körnchen überall, wo man sie, dank der Dünne des Schnittes oder sonstigen günstigen Bedingungen, isoliert beobachten kann, durchaus als selbständige Bildungen und nicht etwa, wie Flemming meint, als Bestandteile oder Adnexa von Fädchen erscheinen. Dass neben den Körnchen noch Fädchen vorhanden seien, die natürlich achromatisch sein müssen, dafür habe ich, wie schon oben erwähnt, keine Anhaltspunkte gewonnen. Wenn ich aber im Gegensatz zu Flemming und in einer gewissen Beziehung auch zu Nissl sage: ich habe keine Fäden weder in der Grundsubstanz noch, wie Nissl will, an den Körperchen hängend gesehen, so ist es mir klar, dass meiner Angabe bei ihrer negativen Natur gegenüber den positiven Befunden namentlich Flemming's kein entscheidender Wert beizulegen wäre, wenn an meinen Schnitten die Zwischenmasse, in die die Körnchen eingeschlossen liegen, stets ganz homogen, ohne jede Spur einer Struktur erschienen wäre. Denn dann wäre ja der Einwand naheliegend und vollkommen berechtigt, dass es sich hier bloss um eine

Unvollkommenheit der von mir angewendeten Färbungen handelt, indem die an meinen Präparaten ungefärbt gebliebene, scheinbar strukturlose Masse möglicherweise noch viele Dinge die nicht zu sehen sind, und darunter auch vielleicht die Flemming'schen Fäserchen in sich schliesse. Aber dieser Einwand verliert an Berechtigung, wenn ich versichern kann, dass ich ebenso wie an den Vorderhornzellen auch hier in der Zwischensubstanz noch Andeutungen einer anderweitigen, aber nicht faserigen Struktur aufzufinden im stande war. Es gelang mir, dank der grossen auflösenden Kraft eines Zeiss-schen Apochromaten (homogene Immersion 2,0 mm Apert. 1,30), nachzuweisen, dass die Körnchen nicht die letzte Struktur der Spinalganglienzellen darstellen. Überall, wo die Grundsubstanz in den Lücken, die die chromophilen Körnchen zwischen sich übrig lassen, zum Vorschein kommt, ist, ebenso wie bei den Vorderhornzellen, eine äusserst feine Struktur zu erkennen, die sich aber ebensowenig bildlich darstellen, wie treffend schildern lässt. Es handelt sich um enorm feine, stärker lichtbrechende Punkte, oder vielleicht richtiger punktförmige Lichteffekte, die dicht nebeneinander angeordnet sind und der Grundsubstanz ein schaumartiges oder wabenartiges Aussehen verleihen. Diese Dinge sind so minimal und treten auch so undeutlich hervor, dass es unmöglich ist, auch nur eine Vermutung darüber auszusprechen, um was es sich eigentlich handelt, ob hier wirklich kleine eigentliche Elementarkörnchen vorliegen, oder ob man es mit dem Ausdruck einer netzartigen oder wabenartigen Struktur zu thun hat. Auch in den Einpflanzungskegel des Nervenfortsatzes setzt sich diese Struktur fort. So wenig greifbar auch die geschilderte Erscheinung ist und so sehr ich zugebe, dass darunter was immer verborgen sein kann, so glaube ich doch, dass sich das Eine wohl sagen lässt, dass man ihr eine jede andere Deutung mit ebensoviel Berechtigung zu Grunde legen könnte, als diejenige, dass sie den Ausdruck einer fibrillären Zusammensetzung des Zellplasmas bilde. Wenn aber in der Grundmasse des Zellkörpers schon eine bestimmte und zwar ziemlich dichte, nicht fibrilläre Struktur aufgedeckt werden konnte, so ist die Annahme, dass daneben noch ungefärbte Fibrillen da sind, schon aus dem Grunde von der Hand zu weisen, weil es nicht einzusehen wäre, warum sich jene Fibrillen dem Blicke entzögen, wenn dies anderweitige so feine Strukturen nicht thun.

Die Ursprungsweise des Nervenfortsatzes hat schon

Nissl (a. a. O, 1894 p. 372) sehr treffend geschildert. Diese Verhältnisse sind hier noch viel augenfälliger als bei den centralen Nervenzellen. Der Fortsatz tritt von der Zelle mittels eines breiten homogenen kegelförmigen Hügels ab, dessen Querdurchmesser an seiner Basis oft der Breite der Zelle fast gleichkommt, und der halbmondförmig tief in den Zellkörper hineingreift. Die Körnelung des Zellprotoplasmas hört an der Basis des Hügels mit einer scharfen, konkaven Linie auf; an der Grenze liegt stets eine Schichte besonders feiner Granula. Nur an den Rändern des Kegels setzt sich manchmal eine Körnchenreihe eine Strecke weit fort, aber nie weiter als bis zur Gegend, wo der Hügel zum Fortsatze zu werden beginnt. Ich habe den Hügel „homogen“ genannt, weil er nicht nur im Verhältnis zu dem mit Körnchen überfüllten Zellleib diesen Namen in vollem Masse verdient, sondern bei mittleren Vergrösserungen in der That auch vollkommen strukturlos, glasig durchsichtig erscheint. Mit den stärksten Immersionen betrachtet, bemerkt man freilich eine feine, intime Struktur darin, dasselbe zarte achromatische schaumartige Gefüge, von dem oben die Rede war. Von einer fibrillären Streifung ist am Fortsatzkegel ebensowenig wahrzunehmen, wie im weiteren, schon einen Achsencylinder darstellendes Stück des Fortsatzes.

Noch ein letztes Detail harrt der Besprechung. Richtet man sein Augenmerk auf die Randzone der Zellen, so bemerkt man an sehr vielen, dass die granulierte Masse des Zellkörpers nicht dicht bis an die Oberfläche heranreicht, sondern noch von einem feinen, hellen, von Körnchen vollkommen freien Saum umfasst wird, der seiner Struktur nach bestimmt der Grundsubstanz der Zellen angehört. Gegen den Fortsatzkegel hin verbreitert sich diese oberflächliche homogene Schicht allmählich etwas und geht dann schön in diesen über. Nicht an allen Zellen findet man den Saum ausgeprägt, oft lässt er sich an einer Seite der Zelle nachweisen, an der anderen nicht. An den kleinen Elementen fehlt er durchgehends. E. Müller (a. a. O. p. 26) hat diese Rindenlage wohl zuerst gesehen und beschrieben, doch kann ich der Darstellung, die er davon giebt und der Auffassung, die er sich darüber gebildet hat, keineswegs beistimmen. Müller erblickt in ihr nämlich eine „Zellmembran“ und lässt die Schwann'sche Scheide des Fortsatzes in sie übergehen. Nun handelt es sich aber auf keinen Fall um ein distinktes, membranartiges, selbständiges Gebilde, nicht um ein Zellprodukt, sondern um das weiche Zellprotoplasma selbst, um die oberflächlichste Schichte der Zelle, in die sieh nur die Körnchen

nicht hinein erstrecken. Und dass diese Schichte wirklich von weicher Beschaffenheit ist, erkennt man an der Erscheinung, dass wenn an der Zelle infolge der Reagentien Schrumpfungsvorgänge eintreten, gerade diese Lage oft die abenteuerlichsten Verzerrungen zeigt, so z. B. da und dort noch an der bindegewebigen Kapsel haften bleibt, an anderen Stellen sich lostrennt, wodurch die bekannte, so oft abgebildete sternförmige Schrumpfungsfigur zu stande kommt. Von einem Zusammenhange mit der Schwann'schen Membran kann umsoweniger die Rede sein, als diese bindegewebiger Natur ist, während die Rindenschichte sicher zu dem ektodermalen Zellprotoplasma der Spinalganglienzelle gehört. Eine andere Frage ist, ob wir es nicht mit irgend einem Kunstprodukt zu thun haben; dies ist natürlich schwer auszuschliessen, doch muss ich gestehen, dass ich mir keine rechte Vorstellung darüber zu bilden vermag, wieso durch Schrumpfungs- oder Gerinnungsvorgänge eine solche Bildung hervorgerufen werden könnte.

Aber nicht nur auf der Oberfläche der Zelle, auch mitten in ihrem Innern, in der unmittelbaren Umgebung des Kerns findet sich eine ähnliche granulafreie Schichte, freilich in ausgesprochener Form auch nur an den grösseren Zellen. In allen solchen Elementen scheint der Kern von einem Doppelkontur umgeben; die beiden Linien liegen nahe beieinander und laufen streng parallel. Der dazwischenliegende feine Saum ist homogen. Es liegt nun gewiss sehr nahe, beide Linien auf die Kernmembran zurückzuführen, in dem von ihnen eingefassten Raum den optischen Querschnitt dieser Membran zu erblicken. Lange habe ich selbst diese Ansicht gehegt; eines Besseren wurde ich erst belehrt, als mir einmal eine Zelle vor die Augen kam, an der durch irgend einen Zufall der Präparation die eine etwas geschrumpfte Hälfte des Kerns sich von dem Rande der Protoplasmanische ein wenig zurückgezogen hatte. Nun wurde mir erst der Sachverhalt klar: bloss die innere Linie entspricht der Kernmembran, was zwischen den beiden Linien liegt, ist schon ein Bestandteil des Zellprotoplasmas, das sich gegen den Kern hin durch einen feinen homogenen Saum abschliesst. Wo das granulierte Plasma in diesen Saum übergeht, liegt die äussere von den beiden Linien. Nachdem ich diese Verhältnisse erkannt hatte, sah ich genauer zu und sah nun wirklich, dass die äussere Linie durchaus nicht so scharf ist, wie die innere, indem sie bloss durch das nicht überall gleichmässige Aufhören der Körnchen bedingt ist.

Dieser letzte Punkt leitet uns von selbst zur Betrachtung des Zellkerns der Spinalganglienzellen über, womit wir unsere Skizze beschliessen wollen. Dieser ist von streng kugelrunder Form und weist eine ausserordentlich zarte Kernmembran auf. Auch hier fehlt das für die Nervenzellen so charakteristische grosse, runde, stark tingible Kernkörperchen nicht. Es liegt fast immer genau im Centrum des Kerns und ist mit geringen Ausnahmen in der Einzahl vorhanden. In den Präparaten, die ich nach Flemmings Methode (Fixierung in Chromsäure, Hämatoxylinfärbung) angefertigt hatte, trat in der Mitte des Kernkörperchens fast immer ein kleines Häufchen (3, 5 oft noch viel mehr) punktförmiger, ganz schwarz gefärbter Bildungen, „Nucleoluli", hervor (Vakuolen?), die ich dann auch an den Magentarotpräparaten auffand. Das Gerüstwerk des Kerns ist von sehr lockerer Beschaffenheit und zeigt wenig Tendenz, sich mit den Farbstoffen zu verbinden, auch ist die Fadenstruktur daran kaum zu erkennen. Gewöhnlich erscheint es noch etwas kompakter zusammengedrängt um das Kernkörperchen herum, von da aus erstreckt sich seine Substanz in Form mehrerer blasser, teilweise auch netzartig zusammenhängender Balken zur Kernmembran hin, auf deren Innenfläche wieder eine grössere Menge davon aufgereiht liegt. Ein grosser Anteil an der Bildung des Kerninhaltes kommt jedenfalls dem stets ungefärbt bleibenden Kernsaft zu.

VI. Die Stützzellen des Rückenmarkes.

Nicht in geringerem Masse, als hinsichtlich der nervösen Elemente, hat die Golgi'sche Methode bezüglich der Stützzellen der Centralorgane fördernd auf den Gang unserer Erkenntnis und auch durch den genaueren Nachweis der Herkunft und der Entwickelungsweise dieser Elemente umgestaltend auf die herrschenden Vorstellungen eingewirkt.

War nun auch hier durch die Silbermethode manches interessante Ergebnis gewonnen, so litten doch diese Angaben, namentlich soweit es sich um das Rückenmark handelt, noch vor kurzem alle an dem Übelstande, dass sie sich nur auf die Centralorgane nicht völlig entwickelter Geschöpfe bezogen. In der I. Auflage dieses kleinen Werkes bemerkte ich, dass von allen Teilen der Centralorgane bisher das Rückenmark auf seine Stützelemente am genauesten untersucht sei, musste aber hinzusetzen, dass „auch in Betreff der Rückenmarksneuroglia ein nicht unwesentliches Hindernis eines abschliêssenden Verständnisses in dem Umstande liegt, dass namentlich von den höheren Vertebraten und dem Menschen bisher nur junge Exemplare und Embryonen zur Untersuchung verwendet wurden, daher immer noch der Einwand erhoben werden kann, ob sich nicht in einem oder anderem die Verhältnisse später noch ändern." Ich bezeichnete es als die nächste Aufgabe der Forschung, die Darstellung der Stützzellen auch am entwickelten Marke mit der Golgi'schen Methode zu versuchen.

Seitdem ist nun die in diesen Worten als Desiderat bezeichnete Aufgabe in vollem Masse erfüllt worden durch die meisterhafte Darstellung, die v. Kölliker in seinem Lehrbuche[1]) vom Aufbau

[1]) A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl., Bd. II, Leipzig 1893, p. 136.

des centralen Stützsystems gab, und in der auch vielfach Golgibilder aus dem entwickelten Marke berücksichtigt sind. Kölliker's Darstellung hat viel Licht in die Frage nach der Beschaffenheit der „Neuroglia" gebracht, vor allem dadurch, dass sie gegenüber der in der letzten Zeit gar zu sehr vorherrschenden einseitig histiogenetischen Betrachtungsweise des Stützsystems das Bild der fertigen Anordnung wieder in den Vordergrund rückte und mit den entwickelungsgeschichtlichen Daten zu einem erschöpfenden, einheitlichen Bilde verknüpfte.

Auch ich selbst habe mich mittlerweile jener Aufgabe unterzogen und zwar mit befriedigendem Ergebnis. Freilich war es wieder nicht das Rückenmark völlig erwachsener Menschen, worauf ich meine Untersuchungen erstreckt hatte, denn hier war in der That nicht viel Aussicht auf Erfolg, sondern das von neugeborenen Kindern und solchen bis zum ersten Lebensjahre, indes darf man wohl annehmen, dass sich über diese vorgeschrittene Periode hinaus, wo doch schon das Rückenmark durch die vollkommene Markhaltigkeit der weissen Substanz seinen reifen Zustand dokumentiert, wesentliche Veränderungen nicht mehr einstellen.

Meine Versuche ergaben nun, dass das Golgi'sche Verfahren zur Darstellung der elementaren Zusammensetzung der Neuroglia, auch in ihrem fertigen Zustande, allen bisher zu diesem Zwecke angewandten Methoden bei weitem überlegen ist, freilich nur soweit es sich darum handelt, die Zellen in ihren äusseren Umrissen zur Ansicht zu bringen, denn die innere Struktur wird damit natürlich nicht erkannt. Die Bilder, die die Chromsilbermethode von den Spinnenzellen giebt, sind, wie dies auch v. Kölliker (a. a. O. p. 147) betont, in der That unübertrefflich schön. Dabei lassen sich diese so lehrreichen Präparate spielend leicht erzielen: man bringe 2—3 mm hohe Säulchen aus dem Rückenmarke eines Kindes auf drei Tage in die Golgi'sche Mischung, dann auf zwei Tage in die Silberlösung und kann mit grosser Wahrscheinlichkeit auf Erfolg rechnen. In keinem einzigen Falle versagte mir die Methode, stets erschienen mehr oder weniger Stützzellen imprägniert. Es kommen diese Zellen umso deutlicher zur Ansicht, als die Nervenfasern um diese Zeit schon wegen ihrer Markscheiden der raschen Imprägnation widerstehen und auch die Nervenzellen sich nur spärlich und dann auch stets ohne ein längeres Stück ihres Axons schwärzen. So wird das Bild der „Glia" durch keine anderen Dinge verhüllt.

An den Bildern nun, die man erhält, und die ich namentlich

auf der Tafel I möglichst treu wiederzugeben bestrebt war, treten uns in vollendeter Klarheit und grosser Zahl die altbekannten Formelemente des medullaren Stützgerüstes, die Gliazellen (Deiters-sche, Golgi'sche Zellen) entgegen, und zwar wesentlich in der Form, wie wir sie aus vielen bisherigen auch vorgolgischen Schilderungen, vor allem aus den ersten genauen Beschreibungen von Deiters und Golgi (1871), dann aus denen von Boll, Kölliker, Jastrowitz, Gierke u. a. kennen; so liefern denn unsere neuen Erfahrungen in der Hauptsache eine Bestätigung früherer Anschauungen. Es handelt sich in der That um reichverzweigte, sternförmige, äusserst zierliche, zarte Gebilde, die in grosser Zahl über die graue und weisse Substanz verstreut sind. Diese Zellen bilden nun für sich allein das Stützgerüst des Rückenmarkes, sie bilden nicht den Hauptbestandteil, sondern die einzigen Elemente dessen, was man bisher „Neuroglia" genannt hat. Es giebt eigentlich gar keine „Neuroglia" im Sinne eines besonderen Gewebes, sondern nur eine besondere reichverzweigte, sternförmige Zellengattung im Gewirr des Gehirns und Rückenmarkes, deren reiche Ausstrahlungen in der grauen Substanz mit den anderen Elementen, den Nervenzellen, in kompliziertester Weise durcheinander geschlungen sind, in der weissen Substanz sich zwischen den Nervenfasern und ihren Bündeln derartig hindurchwinden, dass dadurch für die Fasern ein Stützgerüst zu stande kommt. Desgleichen giebt es keine selbständigen „Gliafasern", sondern nur Ausläufer von Gliazellen, gleichwie die Dendriten nicht als besondere Bildungen, sondern nur als die Fortsätze der Nervenzellen aufzufassen sind.

Diese Grundvorstellung, die wohl zuerst von Kölliker im Jahre 1862[1]) angedeutet, im wesentlichen aber in einer 1871 erschienenen vortrefflichen Arbeit Golgis[2]) zuerst in entschiedener und erschöpfender Weise ihren Ausdruck gefunden hat, bildet den Kernpunkt eines richtigen Verständnisses dessen, was man das Stützsystem der Centralorgane nennt. Das Festhalten dieser Anschauung wird nun gewiss vielen nicht leicht fallen, indem die herrschenden Vorstellungen, die sich namentlich im pathologischen Gebiete sehr breit gemacht haben, in dieser Richtung hindernd und störend wirken müssen. Denn noch immer wird vielfach die

---

[1]) A. v. Kölliker, Handb. d. Gewebelehre, 4. Aufl., 1862, p. 304.

[2]) C. Golgi, Contribuzione alla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Rivista clinica di Bologna, 1871—1872. Siehe Sammelwerk p. 25 ff.

Auffassung des „Stützgewebes" im wesentlichen von der Vorstellung beherrscht, als würde es sich dabei um eine Art selbständigen Stromas, um eine Grundsubstanz, um eine besondere, in sich zusammenhängende Gewebsgattung handeln, um etwas, worin die Nervenzellen und Fasern wie in eine fremde Zwischenmasse, ein differentes Medium, eingebettet sind, und das zugleich eine Art Kitt für sie darstellt. Die Hauptrolle spielt in dieser Auffassung eine ungeformte Kittsubstanz, die „Glia", die das eigentliche Bindemittel für die nervösen Elemente abgiebt; zu dieser mörtelartigen Zwischenmasse kommen nun als zu ihr gehörige, aber sekundäre Elemente besondere Zellen, „Gliazellen" und faserige Bildungen, „Gliafasern".

Wenn sich im Laufe der Jahrzehnte eine solche Auffassung allmählich eingebürgert hat, so ist das in der That nicht zu verwundern, musste doch die Unfähigkeit der meisten Methoden, die hier in Betracht kommenden Gewebselemente so wie sie wirklich sind, zur Ansicht zu bringen, unfehlbar zu einer solchen Vorstellung führen. Denn was zeigen uns etwa ungefärbte Schnitte des Rückenmarkes oder auch fast alle die gewöhnlichen Färbungen? Wir sehen die ungefärbten oder gefärbten Nervenzellen oder richtiger nur ihre Fragmente, denn die Ausläufer bleiben doch zumeist unsichtbar, eingebettet in ein bald homogenes, bald mehr oder weniger körnig oder faserig aussehendes Substrat, wie etwa die Knorpelzellen in ihre Intercellularsubstanz; in den weissen Strängen erscheinen die Nervenfaserbündelchen wie von einem zusammenhängenden, mit Kernen besetzten derben Balkenwerk getragen. Aus diesem, auf der Unvollkommenheit der Methoden beruhenden Bilde musste unvermeidlich die Vorstellung einer kitt- oder stromaartigen Grundsubstanz entspringen, und diese Vorstellung nun fand wieder ihren Ausdruck in der Bezeichnung jenes scheinbaren Grundgewebes als N e u r o g l i a, d. h. als „Nervenkitt". Ich befürchte, dass wir die Vorstellung eines Mörtels nicht losbekommen werden, so lange wir an diesem Ausdrucke festhalten. Der Gedanke, dass wir es nicht mit einer besonderen Gewebsart, sondern nur mit einer besonderen Gattung von Zellen in dem centralen Zellen- und Faserfilz zu thun haben, würde meiner Überzeugung nach die kräftigste Förderung dadurch erfahren, dass wir die bisherigen einschlägigen Bezeichnungen fallen liessen und ganz frische, mit hergebrachten Trugvorstellungen nicht assoziierte heranzögen. Ich würde z. B. vorschlagen, alle bloss der Stützfunktion dienenden Zellen der Centralorgane Stütz-

zellen oder Zwischenzellen im allgemeinen, Spongiocyten[1]), ihre bei höheren Vertebraten verbreitetste Form immer nur als Spinnenzellen oder „Astrocyten" zu bezeichnen und sich des Kollektivnamens all dieser Elemente „Neuroglia" bloss cum grano salis zu bedienen, so lange wenigstens die richtigen Vorstellungen nicht gehörig gefestigt sind. Da dies Buch aber für weitere Kreise von Fachgenossen bestimmt ist und es vor allem auf ein allgemeines Verständnis abgesehen hat, will ich, zwar etwas inkonse-

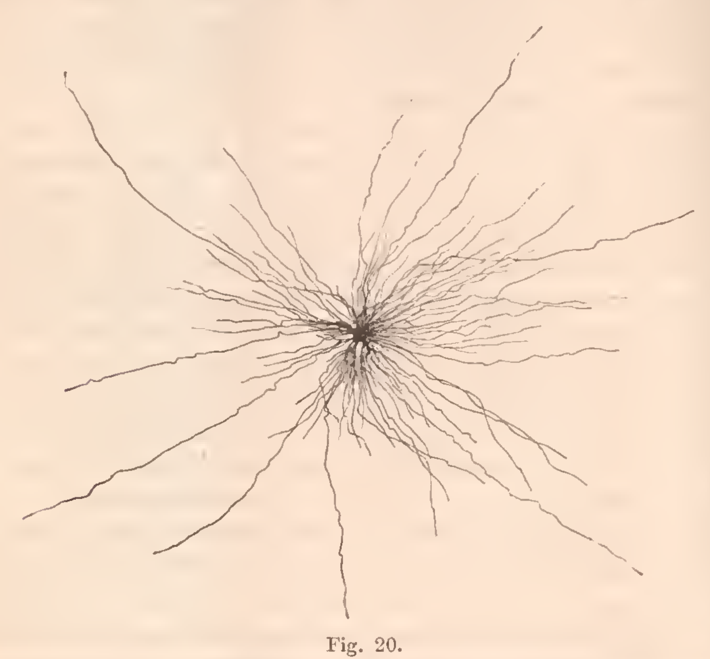


Fig. 20.
Spinnenzelle aus dem Rückenmarke eines $^3/_4$jährigen Kindes.

quent, die hier befürworteten Namen abwechselnd mit den alten anwenden.

„Astrocyten", sternförmige Zellen, sind die kleinen Elemente, die das Stützsystem des Rückenmarkes bilden, in der That (Fig. 20), kein anderer Vergleich giebt ihre Eigenart so treffend wie-

[1]) Dieser neue griechische Terminus technicus war schon niedergeschrieben, als ich durch die Freundlichkeit des Autors eine kleine Notiz erhielt (P. A. Fish, The Terminology of the Nerve Cell. Journal of Comparative Neurology, Vol. IV, 1894, p. 171), worin der gleiche Name für „Gliazelle" vorgeschlagen wird. Ein merkwürdiges Zusammentreffen ist ferner, dass Fish auch für die Nervenzelle, gleich mir, Neurocyt empfiehlt, ein Wort, das aber in dieser Benützung schon älteren Datums ist. Den Nervenfortsatz nennt Fish Neurit.

der wie dieser. Zwar ist auch der von Jastrowitz[1]) eingeführte Namen „Spinnenzellen" — ein Ausdruck, der sehr beliebt geworden ist — geeignet, eine richtige Vorstellung von ihrem Habitus zu vermitteln, doch ist Gierkes Vorwurf nicht unberechtigt, dass noch Niemand Spinnen mit so vielen Beinen gesehen hat, wie diese Zellen Fortsätze haben. Immerhin muss ich gestehen, dass mir dieser Name von den deutschen Bezeichnungen der Astrocyten noch der glücklichste zu sein scheint. „Pinselzellen", wie sie Boll genannt hat, würde höchstens nur für eine bestimmte Form dieser Elemente passen, für diejenigen, bei denen die Fortsätze nur von der einen Seite der Zelle entspringen, für die überwiegende Mehrzahl ist der Ausdruck unpassend. Die Astrocyten sind beim Menschen zahlreicher und auch im Verhältnis zum Querschnitt des Rückenmarkes beträchtlich kleiner als bei den übrigen Säugern und Vertebraten, überhaupt kleine Elemente mit schmalem Protoplasmasaum um den Kern herum. Färbt man einen Rückenmarksquerschnitt mit Hämatoxylin, Nigrosin, Methylenblau u. s. w., so weist jedes Stückchen des Querschnittes zahlreiche scheinbar „freie", mit allen diesen Farbstoffen sich stark tingierende Kerne auf. Diese Kerne nun, soweit sie nicht etwa denen von Nervenzellen oder Leukocyten entsprechen, gehören zu den Astrocyten. Der minimale Zellkörper und noch mehr die strahlige Verästelung haben die Eigenart, dass sie sich bei den meisten Färbungen gar nicht in distinkter Weise zu erkennen geben. Die relativ besten Bilder geben noch von den gewöhnlichen Tinktionen Karmin und Pikrokarmin.

Um so klarer tritt das ganze kleine Gebilde hervor an den Chromsilberbildern. Ein dichter Rasen von Ästen entströmt nach allen Richtungen hin dem unscheinbaren, oft gleichsam kaum mehr als einen Knotenpunkt der strahlenförmigen Verästelung darstellenden Zellleib. Die Äste haben etwas merkwürdig Straffes, Steifes an sich, und das ist es, was den Gliazellen ihr charakteristisches Gepräge aufdrückt. Dadurch unterscheiden sie sich hauptsächlich von den Nervenzellen; die Unterscheidung der beiden Zellarten bereitet im Rückenmarke dem geübten Auge in keinem Falle Schwierigkeiten. Die Nervenzellen haben mit ihren baumförmig verästelten, sich bei jeder Zelle anders verhaltenden Dendriten etwas Individuelles, etwas Freies an sich, die Gliazellen

---

[1]) Jastrowitz, Studien über die Encephalitis und Myelitis des ersten Kindesalters. Archiv f. Psychiatrie, Bd. III, 1871, p. 162.

etwas Schablonmässiges, Steifes. Hier herrscht nicht jene Mannigfaltigkeit wie bei jenen. Dieser verschiedene Habitus ist ja nur ein Spiegelbild der zwischen den beiden Zellengattungen bestehenden funktionellen Verschiedenheit: die Nervenzellen stellen gleichsam automatisch wirkende, mit einem reichen inneren Eigenleben ausgestattete, in ihrem Protoplasma die wunderbare Mannigfaltigkeit der Nervenvorgänge tragende Apparate dar, während die Astrocyten Elemente sind, die ohne innere Bewegung, die ihnen zukommende Aufgabe, sei nun diese bloss die Stützfunktion oder wie Pedro Ramón[1]), R. y Cajal[2]) und Cl. Sala[3]) meinen, die Bildung von Isolatoren, bloss durch ihre stumme Gegenwart, durch ihre physikalischen Eigenschaften, wie Fremdkörper, die in das von grossartigen inneren Regungen erzitternde Nervengewebe eingeschaltet sind, erfüllen. Ausserdem liegt schon ein unterscheidendes Merkmal, beim Menschen wenigstens, in den geringen Dimensionen des Zellkörpers, überhaupt in der Kleinheit der ganzen Zelle mit samt ihrer ganzen Verästelung im Vergleich zu den Neurocyten.

Man kann im Rückenmarke mit v. Kölliker (Lehrbuch p. 145) im allgemeinen zwei Astrocytenformen unterscheiden: Langstrahler und Kurzstrahler. Diese beiden Gattungen sind aber numerisch sehr verschieden vertreten; die Kurzstrahler bilden die Minderheit und kommen nur im Bereich der grauen Substanz vor. Es ist daher gerechtfertigt, der allgemeinen Schilderung der Spinnenzellen die überall verbreiteten, zahlreicheren Langstrahler zu Grunde zu legen.

Die Äste entspringen nun an diesen selten ganz gleichmässig verteilt ringsum vom Umfange des Zellkörpers; gewöhnlich heben sich in der Verästelung einzelne dichtere Büschel, wie „Strahlenbündel" hervor. Zwischen den Ursprüngen der Äste und namentlich der stärkeren Stämmchen zeigt der Kontur des Zellkörpers bogenförmige Einziehungen. Die Äste sind im allgemeinen fein, namentlich mit den Dendriten verglichen, die meisten bei den typischen Langstrahlern von gleicher Stärke und was sehr bezeichnend ist, von Anfang bis Ende gleich dick. Einzelne Fasern zeichnen sich allerdings manchmal durch auffallende Breite aus.

---

1) P. Ramón, El encéfalo de los reptiles, Barcelona 1891, p. 10.

2) S. R. y Cajal, Significación fisiologica de las expansiones protoplasmáticas y nerviosas de las células de la sustancia gris. Rivista de ciencias médicas de Barcelona, 1891, Nr. 22 und 23.

3) Cl. Sala y Pons, La neuroglia de los vertebrados. Barcelona 1894, p. 39.

Im allgemeinen erscheinen sie an Golgi'schen Präparaten etwas dicker als an anderweitigen, was man vielleicht auf eine Umhüllung der Fäserchen mit der Chromsilbermasse zurückführen darf. Varikositäten kommen nicht vor, die Fasern zeigen das Verhalten von Nervenfasern und können mit solchen in der That, wenn sonst keine entscheidenden Anhaltspunkte vorliegen, verwechselt werden. In Wirklichkeit besitzen sie wahrscheinlich einen gestreckteren, geradlinigeren Verlauf; die kleinen zackigen Biegungen, die sie vielfach an Golgi'schen Präparaten, aber auch an anderen, zeigen, sind zum Teile wenigstens offenbar Schrumpfungsergebnisse, was schon daraus wahrscheinlich wird, dass sie an manchen Präparaten stärker ausgeprägt sind, an anderen fast ganz fehlen. Im allgemeinen kann man die Äste der Langstrahler, namentlich im Vergleich zu den Dendriten, als ungeteilt kennzeichnen, indessen kommt es öfters vor, dass ein Fortsatz sich spitzwinklig in zwei Äste gabelt, doch erfolgt dies immer in der Nähe der Zelle und wiederholt sich kaum.

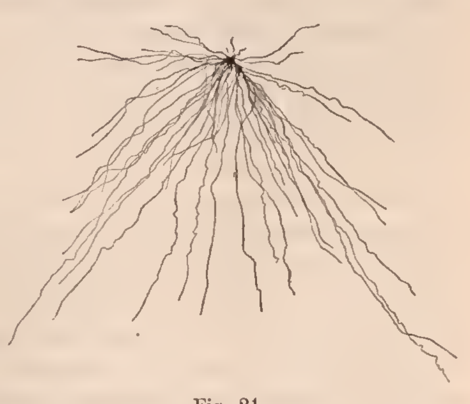


Fig. 21.
Spinnenzelle aus dem Rückenmarke des 3/4 jährigen Kindes, mit einseitiger Entwickelung der Ausläufer.

Deiters hat bekanntlich die Fortsätze der Gliazellen als reichverästelt geschildert, während Golgi (1871) ihnen jede Verzweigung und Teilung absprach. Die Wahrheit liegt zwischen diesen beiden Extremen, indessen doch viel näher zu Golgi's Darstellung.

Die Fortsätze der Astrocyten sind von verschiedener Länge, manche durchdringen, oft ganz isoliert, weite Gebiete des Markes, andere endigen schon ganz in der Nähe ihres Ursprunges, dazwischen findet man alle Übergänge. Am dichtesten stehen sie natürlich unmittelbar am Zellkörper; hier drängen sie sich häufig so stark zusammen, dass sie die Konturen des Zellkörpers ganz verdecken.

Wenn oben gesagt wurde, dass die Ausläufer der Astrocyten nach allen Richtungen hin ausgehen, so gilt das nur für die Mehrzahl der Zellen. An allen Stellen des Querschnittes findet man Astrocyten, bei denen die Äste eine einseitige

Entwickelung zeigen (Fig. 21), indem sie sich büschelartig nur auf die eine Seite beschränken, oder wie zwei Pinsel den beiden Polen einer spindelförmigen Zelle aufsitzen. Dies ist eine individuelle Verschiedenheit, indem wie gesagt, derartige Zellen überall auftauchen können, aber sie ist gleichzeitig eine lokale Besonderheit. da, wie wir hören werden, für gewisse Stellen, namentlich für die Randgebiete der grauen Substanz, das überwiegende Vorkommen derartiger Formen bezeichnend ist.

Alle Ausläufer der Astrocyten, die längeren wie die ganz kurzen, endigen mit freien Spitzen. Diese Thatsache hat wohl Deiters zuerst erkannt, Boll und namentlich Golgi haben sie aber genauer begründet. Bei Ranvier und Gierke trat wieder ein Rückschritt ein, indem sie eine anastomotische Verbindung der benachbarten Gliazellen untereinander annahmen. Dies stellt sich an der Hand der Golgi-Bilder sehr klar als ein Irrtum heraus. Die Astrocyten sind vollkommen unabhängige Gebilde, sie stellen ebenso wie die Nervenzellen, Einheiten für sich dar. Das Gewirr, das aus ihren Ästen hervorgeht und das namentlich in der grauen Substanz einen ansehnlichen Teil des Nervengewebes bildet, ist ebenso wie das Neuropilema ein Gefilze, ein Astropilema oder Spongiopilema und kein Netz.

Ist für die Darstellung der einzelnen Gliaelemente die Golgi'sche Methode weitaus das ausgiebigste Verfahren, so giebt sie über die Art und Weise, wie die Spinnenzellen und ihre Fortsätze, die „Gliafasern“ quantitativ über den Rückenmarksquerschnitt verteilt sind, über ihr Kollektivverhalten, bei ihrer Eigenart, dass sie immer nur einzelnen Exemplaren einer auf dem Schnitt in grosser Zahl vertretenen Zellsorte ihre Gunst zuwendet, keinen sicheren Aufschluss. Gewisse Anhaltspunkte liefert auch das Chromsilberverfahren nach dieser Seite hin, denn man hat es bald heraus, dass da, wo mehr Gliazellen beisammenliegen, durchgehends auch mehr zur Imprägnation gelangen. Es besteht unzweifelhaft ein gewisser Parallelismus zwischen der Menge der imprägnierten Zellen und der Anzahl der an der betreffenden Stelle faktisch vorhandenen. Indessen hat ein solcher Schluss immer etwas Unsicheres an sich; in dieser Beziehung leistet die Golgi'sche Methode nicht das Gewünschte.

Hier sind andere Methoden am Platze; es sind in der letzten Zeit zwei Verfahren erfunden worden, die in dieser Beziehung Vorzügliches, ja vielleicht Unübertreffliches leisten. Die erste

stammt von Weigert: sie ist leider noch nicht so ausführlich veröffentlicht, dass man sie nachmachen könnte[1]). Die andere Methode, die mit der Weigert'schen offenbar nahe verwandt ist und ungefähr auch die gleichen Bilder, nur weniger klare, liefert, ist zwar in ihrer Anwendung zur Darstellung der Stützzellen des Nervensystems von Beneke[2]) eingeführt worden, stellt aber auch nichts anderes, als eine geringe Modifikation einer anderweitigen Weigert'schen Methode dar, nämlich der sog. Weigert'schen Fibrinfärbung. Die ursprüngliche Weigert'sche Fibrinfärbung besteht bekanntlich in folgendem[3]): Die in Alkohol gehärteten Objekte werden in feine Schnitte zerlegt. Färbung der Schnitte 5—15 Minuten lang in konzentrierter Anilinwasser-Gentianaviolett-Lösung. Die Schnitte werden in 0,6 % Kochsalzlösung abgespült und auf dem Objektträger mit Fliesspapier abgetrocknet. Wiederholtes Auftröpfeln von Jodjodkaliumlösung (1 : 2 : 100) auf den Objektträger, darauf wieder Abtrocknen mit Fliesspapier. Nun folgt die Entfärbung mit Anilinöl-Xylol (2 : 1), Entfernung des Anilin-Xylols durch reines Xylol. Die Schnitte werden in Kanadabalsam aufgehoben. Bei diesem ursprünglichen Verfahren wird bei längerer Einwirkung des Anilinxylols alles, bis auf das Fibrin, und bis auf etwa vorhandene Organismen, entfärbt. Beneke hat es nun zur Darstellung der Gliazellen nur insofern modifiziert, als er das Mischungsverhältnis der beiden zur Entfärbung dienenden Stoffe etwas abgeändert hat, indem er mehr Xylol nimmt (Xylol 3: Anilinöl 2), wodurch er die entfärbende Kraft des Gemisches soweit abschwächt, dass der Farbstoff nunmehr von vielen Gewebsbestandteilen, wie Bindegewebsfasern, elastischen Fasern, Muskeln, Epithelien (Kromayer) und auch Gliazellen festgehalten wird.

Der Freundlichkeit des Herrn Prof. Weigert verdanke ich mehrere nach seiner Gliamethode gefärbte Präparate aus dem menschlichen Rückenmarke. Die Methode giebt in der That äusserst instruktive und zierliche Bilder, und es ist im Interesse namentlich

---

[1]) Weigert giebt in seinem Neurogliaaufsatze (Anat. Anz. 1890, p. 550) nur soviel an, dass die Präparate mit Metallsalzen, die eine organische Säure enthalten, gebeizt werden; sowohl in Betreff der Metalle als in Bezug auf die Säure führen verschiedene Stoffe zum Ziele. Gefärbt werden die Schnitte mit Methylviolett; sie werden dann mit Jod behandelt und mit Anilinölxylol ausgewaschen.

[2]) Beneke, Über eine Modifikation des Weigert'schen Fibrinverfahrens. Anat. Anz., Jahrg. VIII, 1893, Suppl. p. 165.

[3]) Siehe Friedländer-Eberth, Mikroskopische Technik, 5. Auflage, Berlin 1894.

der pathologischen Untersuchung des Nervensystems der Wunsch dringend zu betonen, dass sie von ihrem Urheber bald zur allgemeinen Kenntnis gebracht werde, mag sie auch noch nicht zu jenem subtilen Grade der Vollendung vervollkommnet sein, in der Weigert eine Conditio sine qua non erblickt für eine Methode, die aus seinen Händen als zur Publizität reif hervorgehen soll. Die Gliafasern nehmen eine dunkelblaue Färbung an, ihr dichtes, feines Gespinne durchzieht den Schnitt, und schon bei schwacher Vergrösserung, ja teilweise schon mit freiem Auge betrachtet, fallen die Stellen, wo sich eine grössere Ansammlung von Gliaelementen findet, als dunklere Flecke auf. Die Nervenzellen samt ihren Ausläufern, sowie auch die Zellkörper der Astrocyten bleiben total ungefärbt; das weiche Protoplasma ebenso wie die Substanz des Achsencylinders widersteht überhaupt der Färbung. Ist aber die Methode im Rückenmark eine exquisit selektive, so ist sie es nicht in weiterem Sinne. Es färben sich damit ausserhalb des Rückenmarkes vielfach Bindegewebs- und elastische Fasern. Dies ist auch an den mir von Weigert überlassenen Präparaten, an denen teilweise auch die Rückenmarkshäute mit geschnitten waren, ohne weiteres ersichtlich. Wenn sich aber so verschiedenartige, nur in ihrer Form, ihrer physikalischen Beschaffenheit übereinstimmende Elemente färben, so wird uns das Wesen jener eklektischen Eigenschaft klar: der Erfolg der Färbung ist bei der Weigert-schen Methode an einen bestimmten Dichtigkeitszustand, an eine bestimmte Form der Elemente geknüpft, indem nur dichtere, zu gleichmässigen, zarten Fasern konzentrierte Teile den Farbstoff zu fesseln vermögen. Giebt doch auch Beneke an, dass seine, der Weigert'schen offenbar nahestehende Methode alle fibrillären Gebilde, wie fibrilläres Bindegewebe, elastisches Gewebe, Knochenfibrillen, Sharpey'sche Fasern und auch Gliafasern zu färben im stande sei, während „das Zellprotoplasma sich überhaupt nicht färbt". Es handelt sich also keineswegs um eine Gliareaktion.

In dieser Hinsicht also ist die Färbung als eine unvollkommene zu bezeichnen. Sie ist nicht geeignet, eine Zelle ganz darzustellen, sondern sie wird nur faserartige Gewebsbestandteile, die gewisse physikalische Bedingungen erfüllen, zur Ansicht bringen können, und zwar isoliert, als selbständige Gebilde, ob sie thatsächlich mit Zellen zusammenhängen oder nicht. Der Aufgabe, eine Gliazelle komplet zu färben, ist sie nicht gewachsen, sie färbt nur einen Teil davon, nur ihre fibrillären Anhänge, die „Gliafasern". Dies ist aber eine gefährliche Eigen-

schaft, denn sie kann leicht zu der irrtümlichen Vorstellung führen, als wären diese „Gliafasern" etwas selbständiges, wie etwa die Fasern des fibrillären Bindegewebes, als wären dann die „Gliazellen" nur als sekundäre, davon unabhängige Gebilde in dieses Fasergewirr eingeschlossen. Ein solcher Schluss ist wirklich auch neuerdings im Anschluss an eine frühere Angabe Ranvier's aus diesen Bildern gezogen worden. Eine andere Gefahr besteht darin, dass diese Bilder die Vorstellung, als ob es sich um eine Art von Bindegewebe handelte, wieder beleben könnten. Man muss diese Bilder allemal in der Phantasie in dem Sinne ergänzen, dass man die gefärbten Fasern auf ungefärbt gebliebene Zellen, aus denen sie radiär hervorspriessen, zurückführt. Um diese Zellen selbst sichtbar zu machen, dazu bedarf es anderweitiger Verfahren, der Schnittfärbungen, Isolierungen und vor allem der Golgi'schen Methode. Wenn alle anderen Methoden, Karminfärbungen, die Golgische Färbung, besonders aber die Isolierung dieser Elemente, wie sie schon im Jahre 1863 von Kölliker, dann später in vollendeterer Weise von Deiters, Boll und anderen verwertet worden ist, in übereinstimmender Weise strahlenförmige Zellen, die Fasern von einem centralen Zellkörper als seine Äste ausgehend zeigen, so wird, glaube ich, diese eine Methode nicht geeignet sein, die bestehende Auffassung umzustürzen, umsoweniger, als ja die Erscheinung, dass man bei ihr lauter isolierte Fasern sieht und nicht mit Zellen verbundene, leicht aus der oben erwähnten besonderen Eigenart der Methode erklärt werden kann. Wenn Weigert als Stütze der Ranvier'schen Ansicht die Beobachtung geltend macht, dass man an den blauen Gliapräparaten die „Gliafasern" nicht regelmässig wie Radien von einem ungefärbten oder schwach als Zelle gefärbten Mittelpunkt ausstrahlen, sondern sie vielfach über die Zellkörper hinwegziehen sieht, so ist demgegenüber einerseits zu betonen, dass jene Schnitte viel zu fein sind, um das Ausströmen der Gliafasern von Zellen zu demonstrieren, sie zeigen nur Fragmente der Fortsätze, andererseits aber, dass die Astrocytenfortsätze so dicht durcheinandergeschlungen sind, dass jeder Astrocyt nicht nur von seiner eigenen Verästelung umgeben, sondern auch von den Ausläufern anderer Astrocyten umflochten erscheinen muss.

Die Geschichte der „Neuroglia" reicht bis ins Jahr 1811 zurück. Keuffel [1]), dessen Arbeit in diesem Jahre erschien, hatte das Rückenmark

[1]) G. G. Th. Keuffel, Über das Rückenmark. Reil's Archiv, Bd. 10, 1811, p. 123.

mit Kali causticum behandelt und die erweichte Marksubstanz durch eine Art Auspinselung entfernt. Hierdurch gelang es ihm, die Gliabalken, die die weisse Substanz durchsetzen, in Form eines Maschenwerkes darzustellen. Keuffel nannte die Substanz dieses Netzwerkes, das sich auch in die graue Substanz zu erstrecken schien und das er auf Fortsetzungen der Pia mater zurückführte, „verdichteten Zellstoff" oder „Neurilem des Rückenmarkes".

Die erste eigentlich histologische Angabe findet sich erst bei Arnold 1844 [1]). Arnold kennt schon eine „körnige Grundmasse", in die die Nervenzellen eingebettet sind.

Viel ausführlicher ging im Jahre 1853 auf diese Substanz Virchow [2]) ein und vindicierte ihr eine allgemeine Verbreitung in den Centralorganen des Nervensystems. Virchow sah sie ungefähr ebenso wie Arnold: als weiche, amorphe oder körnige Zwischenmasse; ausserdem beschreibt er in dieser Masse eingestreut dazugehörige runde oder linsenförmige Zellen. Es ist dies wohl die erste, wenn auch noch unvollkommene Angabe über Gliazellen, und man darf daher Virchow als den eigenlichen Entdecker dieser Elemente bezeichnen. Nach Virchow's Ansicht handelt es sich in der von ihm später [3]) als Neuroglia bezeichneten Substanz um ein der „Bindesubstanz im Grossen" zugehöriges Gewebe, während R. Wagner [4]), der sie ungefähr ebenso beschreibt, wie Virchow, es nicht für unmöglich hält, dass sie nervös ist und zur Bildung der Nervenzellen diene, eine Ansicht, die später namentlich von Henle und Merkel [5]) energisch unterstützt und näher ausgeführt wurde.

Bei Bidder (1857) [6]) kompliziert sich das Bild des Stützgewebes. Es besteht nunmehr nicht nur aus einer reichlichen Menge einer formlosen Masse, die in frischem Zustande als gallertig durchscheinend, nach Chromsäureeinwirkung als körnig geschildert wird, sondern in diese eingeschlossen noch aus längs- und querverlaufenden Fasern sowie auch aus vielen Bindegewebskörperchen, die teils fortsatzlos, teils mit 2—3 Ausläufern versehen und mit einander anastomosierend geschildert werden. Die Balken der weissen Substanz fasst Bidder als Fortsetzungen der Pia mater auf. Bidder schreibt der „Bindesubstanz" offenbar einen viel zu grossen Anteil an der Bildung des Rückenmarkes zu. Das Hauptverdienst der Bidder'schen Arbeit möchte ich darin erblicken, dass in dem bis dahin als amorph oder körnig geschilderten „Rückenmarksstroma" die Gegenwart von Fibrillen betont wird und dass die Zellen hier zuerst teilweise wenigstens als sternförmig, mit Ausläufern versehen erscheinen, wobei allerdings zu bemerken ist, dass in der grauen Substanz Kölliker schon 1855 solche Zellen beschrieben hat.

---

1) Fr. Arnold, Handbuch der Anatomie. Bd. I, Freiburg i. Br., 1844, p. 260.

2) R. Virchow, Über eine im Gehirn und Rückenmarke gefundene Substanz mit der chemischen Reaktion der Cellulose. Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol., Bd. VI, 1853, p. 136.

3) R. Virchow. Gesammelte Abhandlungen, Frankfurt, 1856, p. 890.

4) R. Wagner, Neurologische Bemerkungen. Göttinger Nachr., 1854, Nr. 3, p. 28.

5) J. Henle u. Fr. Merkel, Über die sog. Bindesubstanz der Centralorgane des Nervensystems. Zeitschr. f. ration. Medizin. Bd. 34, 1868, p. 48.

6) F. Bidder und C. Kupffer, Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes, Leipzig. 1857.

Wir müssen nun mehrere weniger bedeutsame Angaben über unsern Gegenstand überspringen, um wieder zu einem wichtigen Moment in der Geschichte der „Neuroglia“ zu gelangen. Es war gewiss ein grosser Fortschritt, als Kölliker[1]) im Jahre 1863 die heute in der Hauptsache als richtig erkannte Ansicht vertrat, dass das Stützgewebe des Rückenmarkes aus nichts anderem als aus einem Komplex sternförmig verästelter Zellen bestehe, die sich mit einander in solcher Weise verbinden, dass sie ein Netzwerk für die nervösen Elemente darstellen. Kölliker nahm damals gleich Bidder, Anastomosen zwischen den Zellfortsätzen an, also ein wirkliches Netz.

Deiters[2]) gebührt aber unstreitig das Verdienst, die Elemente dieser Stützsubstanz, die Astrocyten, zuerst auf dem Wege der Isolation in annähernd richtiger Form dargestellt zu haben. Freilich giebt Kölliker schon im Jahre 1855 Abbildungen solcher isolierten Zellen, die ersten Abbildungen, die darüber vorliegen, doch sind an den Kölliker'schen Figuren die Fortsätze noch etwas zu spärlich ausgefallen. Aber auch die Deiters'sche Zeichnung ist nicht vollkommen; die Äste sind auch hier nicht in gehöriger Zahl dargestellt, auch sind sie viel zu gewunden, viel zu stark verzweigt und viel zu zart; die Zelle giebt den Typus des gewöhnlichen langstrahligen Astrocyten nicht getreu wieder, höchstens kommt sie dem Habitus der Kurzstrahler nahe. Auch die im Text gegebene Darstellung der Stützsubstanz lässt viel zu wünschen übrig. Deiters kehrt p. 38 wieder zu der „porösen, körnig aussehenden Grundmasse“ zurück, er giebt in ihr die Gegenwart von zahlreichen „freien Kernen“ zu und nimmt freie Fasern, ursprünglich als Zellenausläufer angelegt, dann aber von diesen sich emanzipierend, an. Im Innern nun dieses Schwammgewebes liegen die Zellengebilde des Stützsystems als verästelte Bindegewebskörper, die mit einander nicht anastomosieren. Schliesslich lässt Deiters von der Pia mater her zahlreiche Balken in die weisse und teilweise sogar bis in die graue Substanz hinein eindringen, eine Anschauung, an der wir heute auch nicht mehr festhalten können.

Erst sieben Jahre nach der Veröffentlichung des Deiters'schen posthumen Werkes sollte eine Darstellung der Stützzellen des Rückenmarkes erscheinen, die wir heute, im Besitze der seitherigen Erfahrungen und namentlich derjenigen, die die Golgi'sche Methode vermittelt hat, in den wesentlichsten Punkten als zutreffend bezeichnen können. Das Jahr 1871, in dem Golgi's Arbeit „Beitrag zur feineren Anatomie der Centralorgane des Nervensystems“[3]) erschien, eine Abhandlung, die ausschliesslich dem Stützgewebe der Centralorgane gewidmet ist, bezeichnet daher in der That einen Markstein in der Entwickelung unserer einschlägigen Kenntnisse. Es sei vorweg bemerkt, dass Golgi's Darstellung noch in die Zeit vor der Erfindung der von ihm später eingeführten Chromsilbermethode fällt. Sie beruht hauptsächlich auf dem Studium von Zupfpräparaten und Schnitten, ungefärbt oder mit Karmin

---

[1]) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre, 4. Aufl., 1863, p. 304—306, 5. Aufl., 1867, p. 266.

[2]) O. Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark, 1865, p. 44.

[3]) C. Golgi, Contribuzione alla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Rivista clinica di Bologna, 1871. — S. Sammelwerk, p. 25 ff.

behandelt. Golgi's Arbeit ist leider nicht so bekannt geworden, als sie es verdient; Verf. selbst muss gestehen, dass er sie erst jetzt, nachdem sie in deutscher Übersetzung erschienen ist, in extenso kennen lernte. Golgi führt mit grosser Genauigkeit bei der Hirnrinde, der Kleinhirnrinde und auch dem Rückenmarke die von Kölliker angeregte Auffassung durch, dass das „interstitielle Stroma" lediglich aus verzweigten Zellen besteht. Die Schilderung dieser Elemente sowie auch ihre bildliche Wiedergabe ist so vortrefflich, dass, wenn man eine persönliche Bezeichnung zur Benennung der Astrocyten heranziehen will, sie nicht anders als Golgi'sche Zellen heissen können. v. Kölliker führt sie auch mit Recht unter diesem Namen an; indessen hat der berühmte italienische Forscher schon so vielerlei andere Zellen entdeckt, die teilweise schon nach ihm benannt werden, dass es meiner Ansicht nach angezeigt ist, um Verwechselungen vorzubeugen, von jenem persönlichen Namen abzusehen. Golgi schildert jene Elemente als kleine Zellen, von denen aber zahlreiche starre, glänzende, dünne Fasern ausstrahlen. Diese Fasern sind unverästelt und bilden keine Anastomosen miteinander. An den interstitiellen Zellen der weissen Substanz sieht man eine so ungeheuere Menge von solchen Fortsätzen, dass man aus ihrem bündelartigen Zusammentreten allein die „Septa" der weissen Substanz erklären kann, ohne auf Einsenkungen der Pia rekurrieren zu müssen. In der grauen Substanz schildert Golgi die Fortsätze im allgemeinen als weicher und zarter als in der weissen, namentlich sind sie sehr zart an den Zellen, die mitten zwischen den Nervenzellengruppen liegen. Vielleicht kann man diese Angabe schon als einen Hinweis auf die weiter unten zu besprechenden „Kurzstrahler" auffassen. — Freilich wird ein Wort nach unseren heutigen Kenntnissen in der gesamten Golgischen Darstellung durch ein anderes ersetzt werden müssen. Golgi bezeichnet die Spinnenzellen konsequent als „Bindegewebszellen", ihren Komplex, die „Glia", als Bindesubstanz, wenn er auch bemerkt, dass dieses Gewebe dem gewöhnlichen Bindegewebe nicht ohne weiteres gleichgestellt werden könne. Heute weiss man aber, dass man es hier nicht mit mesodermalen Bindegewebszellen, sondern mit ektodermalen Elementen zu thun hat, wenn sie auch in ihrer Form noch so sehr das Verhalten von sternförmigen Bindegewebszellen aufweisen. Es handelt sich eben um eine „Konvergenzerscheinung".

Die äusserst umfangreiche, mühevolle Arbeit Gierke's [1]), die ausführlichste Publikation über unsern Gegenstand in den letzten zwanzig Jahren, bedeutet, so genau sie auch in mancher Hinsicht ist, doch im ganzen keinen wesentlichen Fortschritt gegenüber Golgi's Darstellung, ja in vielen Beziehungen kann sie sogar von einem retrograden Charakter nicht frei gesprochen werden. Dies lehrt vor Allem ein Blick auf die Abbildungen der Gierke'schen Arbeit. Solche Stützzellen, wie sie in Fig. 1a und 2 abgebildet sind, giebt es im Rückenmarke fürwahr nicht. An diesen Figuren sieht man die Fortsätze der Spinnenzellen unter wellenförmigem Verlauf sich reichlich baumförmig verästeln und, allmählich zarter werdend, sich schliesslich, namentlich in Fig. 1a, in viele unmessbar feine, netzförmig verbundene Reiserchen auflösen. Auch die „Kurzstrahler" sehen nicht so aus. Die Figuren illustrieren natürlich nur die gleichlautende Beschreibung des Textes. Alle Stützzellen sollen mit einander durch Anastomosen zusammenhängen, eine Annahme, die

[1]) H. Gierke, Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 25, 1885. p. 441 und Bd. 26, 1886, p. 129.

man ja schon seit Deiters', Golgi's und Boll's[1]) Mitteilungen für abgethan halten konnte. Gliazellen mit drei, ja sogar noch mehr Kernen, werden als sehr häufig angegeben. (?) Dass alle Stützzellen, die Körper wie die Fortsätze, ja sogar die Kerne, bei völlig ausgewachsenen Menschen und Tieren verhornt sein sollen, ist eine Behauptung, für die Gierke die histochemischen und tinktoriellen Beweise schuldig bleibt. Der grösse Irrtum aber, der unserer Überzeugung nach den Gierke'schen Vorstellungen über die Zusammensetzung der Stützsubstanz anhaftet, ist der, dass er den Schwerpunkt bei der „Glia" auf eine weitverbreitete, die Hauptmasse dieses Gewebes ausmachende ungeformte Grundsubstanz legt, bei der er sogar die Entstehung verfolgt zu haben angiebt, indem er sie aus einer allmählichen Umwandlung der Zellkörper ableitet.

Gleichwohl ist Gierke's Arbeit in vielen Einzelheiten als höchst verdienstvoll zu bezeichnen; ihr Hauptverdienst besteht vor allem darin, dass das gesamte Stützgerüst des Centralnervensystems mit Entschiedenheit als ektodermal, von jeder bindegewebigen Beimischung frei hingestellt wird.

Im Jahre 1890 hat Weigert im X. Internationalen Medizinischen Kongress zu Berlin einen Vortrag gehalten, der bald darauf als kurzer Aufsatz im Anatomischen Anzeiger erschien[2]), worin er auf Grund seiner neuen, oben besprochenen Gliafärbung zuerst eine verlässliche Darstellung der quantitativen Verteilung der „Gliafasern", d. h. der Spinnenzellenfortsätze, über die verschiedenen Teile des Rückenmarksquerschnittes gab. Die Weigert-schen Mitteilungen stellen eine dankenswerte Bereicherung unserer Kenntnisse dar, mit der Beschränkung freilich auf die genannte topographische Frage, denn mit der Auffassung, die sich Weigert von den Beziehungen der Gliafasern zu den Gliazellen gebildet hat und die sich namentlich an die Ranvier's[3]) anschliesst, können wir uns nicht einverstanden erklären.

Mit Gierke und Weigert schliesst die „vorgolgische Periode" in der Entwickelung unseres Wissens über den Bau des cerebro-spinalen Stützsystems ab. Eine rege Thätigkeit wird nun mit Hilfe der Chromsilbermethode entfaltet, die bald zu wichtigen Resultaten führt. Diese Resultate lassen sich in zwei Punkte zusammenfassen:

1. Durch die unvergleichlich klaren Golgi-Bilder der fertigen Astrocyten werden einige früheren Darstellungen, vor allem die Golgi's aus dem Jahre 1871 und teilweise die von Boll bestätigt und vollkommen sichergestellt.

2. Auf die Histiogenese der Gliazellen fällt ein neues Licht, ihre Herkunft aus dem Ektoderm erscheint gesichert und alle Einzelheiten ihrer Entwickelung werden aufgeklärt. Hier wollen wir einstweilen abbrechen, um erst weiter unten den Faden unserer geschichtlichen Darstellung wieder aufzunehmen.

---

[1]) F. Boll, Die Histologie und Histiogenese der nervösen Centralorgane. Archiv f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. IV, 1874, p. 1.

[2]) C. Weigert, Bemerkungen über das Neurogliagerüst des menschlichen Centralnervensystems. Anat. Anz. Jahrg. V, 1890, p. 543.

[3]) L. Ranvier, De la névroglie. Comptes rendus de l'Acad. des Sc. Tome 94, 1882, p. 1536. Ferner: Archives de physiologie normale et pathologique, 1883, p. 177. — Technisches Lehrbuch der Histologie. Übersetzt von Nicati und v. Wyss. Leipzig, 1888, p. 972.

Die Astrocyten zeigen je nach den einzelnen Provinzen des Querschnittes gewisse lokale Verschiedenheiten, die sich teils auf Grösse und Verästelungsweise der einzelnen Elemente beziehen, teils darauf, wie dicht gedrängt sie liegen und wie sie angeordnet sind.

Wir wollen hier zunächst von den Ependymzellen, die ja eigentlich auch in das Gebiet des Stützsystems gehören, absehen, da es zweckmässiger scheint, sie im Anschluss an die Histogenese des Stützsystems zu besprechen.

Die stärkste Anhäufung von Spinnenzellen findet sich im mittleren, kommissuralen Abschnitt der grauen Substanz, im Gebiet der sog. Substantia gelatinosa centralis und auch etwas weiter seitlich. Dies geht Hand in Hand damit, dass hier Nervenelemente, sowohl Zellen wie Fasern, ganz fehlen; das Gebiet, das entwickelungsgeschichtlich allen Nervenzellen des Markes zur Bildungsstätte dient, entbehrt selbst im reifen Zustande völlig solcher. In die Lücke treten die Stützelemente ein. An Weigert'schen Markscheidenfärbungen präsentiert sich diese Zone namentlich in ihrem centralen Teil als sattgelb gefärbtes, von keiner Faser durchsetztes Feld. An Kernfärbungen, wie z. B. Thionin, Magentarot u. s. w., erscheint der Centralkanal, vorausgesetzt, dass der Schnitt nicht zu dünn ausgefallen ist, umlagert von gedrängt stehenden Kernen, deren Masse sich unter allmählicher Auflockerung auch seitlich, bis zur Einmündung der Kommissur in die Säulen, erstreckt. Diese vielen Kerne entsprechen den Kernen der hier massenhaft angesammelten Spinnenzellen. Aber nicht nur durch ihre Zahl, auch durch ihre Grösse zeichnen sich die Astrocyten dieses Abschnittes aus, und zwar bezieht sich diese Grösse weniger auf den Zellkörper, der zwar auch etwas ansehnlicher ist als anderwärts, als auf den Reichtum ihrer Verästelung, auf ihre langen, kräftigen, steifen und stets ungeteilten Fortsätze. Was aber an diesen Zellen das auffälligste ist, das ist die Anordnung ihrer Fortsätze. Die medialen davon schlagen nämlich eine konzentrische Richtung um den Centralkanal herum ein und verfilzen sich in dessen Umkreis zu einem dichten, regelmässigen Faserkranz. Dieser cirkuläre Filz ist es, der der erwähnten Substanz, nebst ihrer Armut an Nervenelementen, ihr charakteristisches Gepräge verleiht; hierdurch nimmt die Substanz bei der neuen Weigert'schen Gliafärbung jenen dunkelblauen Ton an, der sie, wie auch Weigert betont, schon bei schwacher Vergrösserung aus dem sonst heller gefärbten Querschnitt hervortreten

lässt. Die konzentrische Faserung in der Umgebung des Centralkanals ist übrigens schon mehreren früheren Forschern aufgefallen, so hat Stilling[1]) schon im Jahre 1842 an dieser Stelle als „Ringkommissur“ eine Schicht von „Cirkulärfasern der feinsten Art“ beschrieben.

An der Bildung des cirkulären Filzes beteiligen sich aber nicht nur die Zellen, die unmittelbar unter dem Ependym des Centralkanales liegen, sondern auch solche, die etwas mehr abseits davon ihren Sitz haben. Diese senden dann dichte Büschel an den Centralkanal heran, deren Fasern in der Nähe des Ependyms angekommen nach zwei Seiten hin schön auseinanderweichen und in die konzentrische Richtung einlenken.

Betrachten wir den Faserring an Präparaten, wo er vollkommen imprägniert ist, so erkennen wir, dass er seine volle Dichtigkeit nicht gleich an dem Ependym, nicht knapp unter den basalen Enden der Ependymzellen besitzt. Unmittelbar darunter liegt nämlich zuerst ein zwar auch faserreicher, aber doch nicht so dichter, hellerer Streifen, und dann erst folgt der dichte Faserkranz. In der Richtung gegen die Seitenteile hin nimmt das Fasergewirr an Dichtigkeit allmählich ab. Es ist noch zu bemerken, dass die konzentrische, in der Querebene des Rückenmarkes gelegene Richtung nicht die einzige ist in dem periependymalen Fasergefilze. Die Astrocyten sind auch hier, wie überall anderswo, nach allen Seiten hin verästelt, sie entsenden, die meisten wenigstens, ihre Fortsätze nicht nur in der Querebene, sondern auch nach der Längsachse des Rückenmarkes; dies erkennt man ohne weiteres an Längsschnitten. So sind auch in dem periependymalen Stützgewebe vielfach andere Faserrichtungen vertreten. Man findet Längsfasern u. s. w., nur herrscht die cirkuläre weitaus vor. — Angesichts der im Vorstehenden dargelegten Struktur des centralen Gebietes wäre es meiner Ansicht nach hoch an der Zeit, den ihm anhaftenden alten Stilling'schen Namen „Substantia gelatinosa centralis“ durch einen passenderen zu ersetzen, da diese Region doch nichts Gelatinöses an sich hat.

Die Stützzellen, die zwischen dem Centralkanal und dem Grunde der vorderen Fissur liegen, senden oft einige dichte Büschel quer durch die vordere Kommissur hindurch und bilden so vor dem Centralkanal eine „Spinnenzellenkommissur“; auch hinter dem Centralkanal findet sich, wenn auch weniger ausgesprochen, eine ähnliche

[1]) B. Stilling und Wallach, Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes. Leipzig 1842, p. 23.

Anordnung vor. Wesentlich kompliziert wird noch das Stützgerüst im Bereich der vorderen Kommissur durch sagittal gestellte, bipolare Astrocyten, deren Äste in ein vorderes und hinteres Büschel zusammengefasst sind, wovon ersteres zur vorderen Fissur geht, letzteres von der vorderen Seite her in die cirkuläre Faserung einmündet. Die Spinnenzellen, die in der Nähe der Hinterstränge im Bereich der sogenannten hinteren grauen Kommissur sitzen, lassen ihre Ausläufer in grosser Zahl in die vorderste Spitze der Hinterstränge einströmen; die medialen davon kreuzen sich im Septum posterius. Dieses Septum besteht, wie wir noch sehen werden, aus einem Bündel von Ependymzellen, daneben aber wird es sehr wesentlich verstärkt durch Spinnenzellen, die sich in ihm in seiner ganzen Länge eingestreut finden, sowie auch durch die trichterförmig in das Septum einmündenden medialen Fortsatzbüschel der Spinnenzellen, die hinter dem Centralkanal, zu beiden Seiten neben dem vordersten Teil des Septums angehäuft sind.

In der eigentlichen grauen Substanz, d. h. den Hörnern kommen zwei Spinnenzellenformen vor: die typischen Astrocyten, wie sie oben geschildert wurden, und eine zweite, schon erwähnte Form, die unlängst von Kölliker genauer beschrieben wurde. Kölliker nennt die hier in Rede stehenden Stützzellen „Kurzstrahler“ im Gegensatz zu den typischen „Langstrahlern“ und charakterisiert damit in treffender Weise ihre auffallendste Eigenschaft. Denn was sie hauptsächlich auszeichnet, das ist die Kürze ihrer Ausläufer; sie verhalten sich zu den Langstrahlern wie Zwerge zu normalen Individuen. Aber die Äste sind nicht nur sehr kurz, sondern auch sehr zart; sie erscheinen weniger strahlenförmig als vielmehr in der Form eines die Zelle umgebenden dichten Rasens, eines echten Buschwerkes. Dabei sind sie zu Varikositäten geneigt, wodurch die ganze Zelle mit ihrer Verästelung manchmal einen merkwürdig körnigen Habitus erhält, der allerdings sehr oft noch durch eine unvollkommene Imprägnation gesteigert wird. Denn diese Zellen schwärzen sich, wie auch Kölliker bemerkt, selten so rein und tadellos, wie die Langstrahler. Ein weiteres Charakteristikum besteht hier noch darin, dass die Ästchen oft verzweigt sind und dass sie sich gegen ihre Spitzen hin allmählich verdünnen. Die Zellen bilden einen ganz eigenartigen, von den gewöhnlichen Astrocyten abweichenden Typus, daher sie von diesen schon bei schwacher Vergrösserung leicht unterscheidbar sind. Häufig imprägnieren sie sich nicht in dem satten schwarzen Ton, wie die anderen Astrocyten, sondern mehr hellbraun; derart im-

prägnierte Kurzstrahler geben aber dann die besten Bilder, indem die Aste ganz fein, von den sonst so häufigen körnigen Niederschlägen ganz oder relativ frei zur Ansicht gelangen.

Ich habe diese Form nicht gleich bei der allgemeinen Schilderung der Astrocyten beschrieben, um nicht etwa die Vorstellung zu erwecken, als handelte es sich um eine überall gleich stark vertretene, gleichberechtigte Zellengattung. Dies scheint nach meinen Erfahrungen doch nicht der Fall zu sein, ich glaube, dass die Kurzstrahler im Rückenmarke mehr nur eine lokale Abart darstellen, indem sie nur in den grauen Hörnern vorkommen, aber auch hier nicht die einzigen Elemente bilden, denn es kommen daneben noch wenigstens in gleicher Zahl auch typische Langstrahler vor. In der grauen Substanz sind sie nicht auf eine bestimmte Gegend beschränkt, sondern können sowohl im Vorderhorn, im Mittelgebiet der grauen Substanz, wie auch im Hinterhorn auftauchen, am häufigsten treten sie aber doch, wie mir scheint, im Vorderhorn, und zwar speziell im Gebiet der hier gelegenen starken Zellenanhäufungen, mitten zwischen den motorischen Zellen in die Erscheinung. Der mittlere, Kommissuralteil der grauen Substanz entbehrt solcher Elemente vollständig, die sagittale Linie, die den medialen Rand der Vorderhörner mit dem der Hinterhörner verbindet, bildet die Schranke für ihr Auftreten. Ebenso fehlen sie vollkommen in der weissen Substanz.

Die Langstrahler, die sich in der grauen Substanz finden, kommen in allen Variationen vor, mit rundlichem oder mehr länglichem Zellkörper, mit allseitig ausstrahlenden oder nur einseitig oder bei spindelförmigem Zellkörper von den beiden Polen ausgehenden Fortsätzen. Im Randgebiet der grauen Substanz, an der Grenze gegen die weisse findet man sehr reichlich vertreten diejenige Form, bei der die Ausläufer fächerförmig nur von der einen Seite ausströmen, wobei sie dann immer von der der grauen Substanz zugekehrten Seite entspringen. Man kann diese Zellen als für die Randpartieen geradezu typisch bezeichnen; man trifft sie im ganzen Umkreis des Vorderhorns und im Hinterhorn besonders an dessen medialer Grenzlinie, von der grauen Kommissur bis zur Rolando'schen Substanz, an. Namentlich beherbergen die kegelförmigen Zacken, mit denen die graue Substanz in die weissen Stränge hineinragt, solche Elemente, wobei die Spitze der Zacke den Zellkörper enthält, der Kegel selbst die fächerförmige Verästelung. Aber auch in den Gebieten zwischen den Zacken fehlen derartige Elemente nicht. Da diese Zellen, von denen Tafel I

und die Figur 21, S. 183 eine Vorstellung vermittelt, besonders reich verästelt sind, erscheint die Anordnung der Spinnenzellen und namentlich der „Gliafasern“ gegen die Randzonen der grauen Hörner zunehmend dichter, was sich auch an Weigert'schen Gliapräparaten ausprägt, indem die Vorderhörner in ihrem ganzen Umkreise und die Hinterhörner an ihrer medialen Begrenzung gegen den Rand hin eine stärkere Schattierung zeigen. Man kann geradezu sagen, dass die graue Substanz gegen die weisse hier gleichsam durch einen aus dicht verfilzten Astrocyten bestehenden Wall umgeben ist.

Aber auch eine andere Spinnenzellenform kommt hauptsächlich der Grenzlinie der beiden Substanzen, namentlich derjenigen zwischen Hinterhorn und Hinterstrang zu: bipolare Astrocyten, bei denen die beiden Fortsatzbüschel tangential an der Grenzlinie hinlaufen. Alle diese quantitativen und qualitativen lokalen Differenzen der „Glia“ erklären sich meiner Meinung nach aus dem wechselseitigen Verhalten der Nervenelemente und der Stützzellen, im Sinne eines kompensatorischen Verhältnisses.

Es giebt kein schwierigeres Problem in der Histologie des Rückenmarkes als die Frage nach der Zusammensetzung der sogenannten Substantia gelatinosa Rolandi. Es ist dies eine alte Streitfrage der Rückenmarksanatomie. Nervöses Ganglion oder Neurogliaanhäufung, das sind die Alternativen, um die sich die Anschauungen der Forscher in der früheren Periode gruppieren. Meynert[1]) und W. Krause[2]) haben sie als nervös aufgefasst, ja ihren sich in das obere Cervikalmark und darüber erstreckenden Teil geradezu als „unteren sensibeln Trigeminuskern“ bezeichnet. Bechterew[3]) hat dagegen in ihr konsequent eine Anhäufung von centraler Stützsubstanz ohne Beimischung nervöser Elemente erblickt, eine Auffassung, der auch ich mich in einer früheren vorgolgischen Arbeit[4]) anschliessen zu sollen glaubte. Ohne eine bestimmte Äusserung über den allge-

---

1) Th. Meynert, Vom Gehirne der Säugetiere. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Wien 1870, Bd. II, p. 777.

2) W. Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie, Bd. I, Allgemeine Anatomie, Hannover 1876, p. 389 und 420.

3) W. Bechterew, Über einen besonderen Bestandteil der Seitenstränge des Rückenmarkes. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt., 1886, p. 4.

4) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Entwickelung der Markscheiden und den Faserverlauf im Rückenmarke der Maus. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 33, 1889, p. 78.

meinen Charakter der Rolando'schen Substanz, haben ihr schon früher mehrere Forscher, von denen ich Stilling, Clarke, Kölliker, Schwalbe, Gierke und namentlich H. Virchow[1]) hervorheben möchte, Nervenzellen zugeschrieben. Diese Angaben fanden ihre Bestätigung durch die Erfahrungen, die die Golgi'sche Methode geliefert hat. Golgi, R. y Cajal, v. Kölliker, Van Gehuchten, Lenhossék haben an der Hand des Chromsilberverfahrens nachgewiesen, dass sich in der Substanz in der That eine Anzahl charakteristischer Nervenzellen eingelagert finden; sie sollen an einer späteren Stelle ausführlich zur Sprache kommen. Dieser Nachweis involviert aber noch keine Entscheidung in der Frage nach der Natur der Substanz; das Bezeichnende für sie kann ja noch immer darin liegen, dass sie neben den Nervenzellen besonders viel Gliaelemente oder sonst was anderes enthält.

Die wichtigste Angabe über die Natur der Rolando'schen Substanz aus neuerer Zeit findet sich in dem schon oben citierten kurzen aber inhaltsreichen Aufsatze von Weigert (a. a. O. p. 548). Weigert wies mit Hilfe seiner Gliafärbung nach, dass die Rolando'sche Substanz diejenige Partie des Rückenmarkes ist, in der die Gliafasern am spärlichsten sind. Sie lässt sich daher mit der sog. „Substantia gelatinosa centralis“ auf keinen Fall in eine Reihe stellen. Denn diese besteht durch und durch aus einer verfilzten Gliafasermasse. Über die Natur der Rolando'schen Substanz äussert sich Weigert nicht; sie wird nach ihm ausser von einigen Nervenzellen und spärlichen Gliafasern hauptsächlich von einer „physiologisch unbestimmten reichlichen übrigen Substanz“ gebildet.

Die Bilder, die ich mit der Golgi'schen Methode von der Rolando'schen Substanz an dem Rückenmark von Kindern aus dem ersten Lebensjahr erhalten habe, lassen mich dieser Darstellung vollkommen beistimmen. Auch an den Golgi-Bildern fällt ihre Armut an Astrocyten auf. Wäre sie, wie etwa die centrale Substanz, ein dichtes Konvolut von langstrahligen Spinnenzellen, so müssten sich der p. 184 dargelegten Erfahrung gemäss auch hier massenhaft diese reichverzweigten Elemente schwärzen. Dies ist nun nicht der Fall, und ich muss mich daher, auf Grund meiner neuesten Erfahrungen, vollkommen an Weigerts Ausspruch anschliessen, dass die Rolando'sche Formation keineswegs eine

---

[1]) H. Virchow, Über Zellen in der Substantia gelatinosa Rolando. Referiert im Neurol. Centralbl., 1887, p. 263.

Gliaanhäufung darstellt. Ich werde noch Gelegenheit haben, auf diese Formation zurückzukommen, und vielleicht wird es mir dann gelingen, die Frage nach ihrer Zusammensetzung, wenn auch nicht ganz bestimmt zu beantworten, so doch um einen Schritt der Lösung näher zu bringen.

Jedenfalls entbehrt aber die Rolando'sche Substanz der gewöhnlichen „Glia" nicht vollkommen, denn es färben sich immerhin gelegentlich Spinnenzellen in ihr, aber nicht mehr, ja eher etwas weniger als in andern Gebieten der grauen Substanz.

Diese Elemente gehören dann bald in die Kategorie der Langstrahler, bald in die der typischen Kurzstrahler. Die Langstrahler, denen man hier begegnet, unterscheiden sich von den anderwärts vorhandenen Zellen dieser Art dadurch, dass ihre Fortsätze etwas derber und nicht so üppig sind wie anderswo, auch lassen die Zellen ihre Ausläufer nicht gleichmässig nach allen Richtungen hin, sondern mehr nur sagittal ausstrahlen, namentlich ist konstant ein stärkeres vorderes sagittales Fortsatzbüschel, das aus ganz parallelen und ziemlich langen Fasern besteht, während die seitlichen und hinteren Fortsätze in der Regel viel unansehnlicher sind.

Zwischen dem hinteren Umfange der Rolando'schen Substanz und dem Rande des Rückenmarkes befindet sich ein schmales, faserarmes, helles Gebiet, das gleichsam eine Brücke zwischen dem Seitenstrang und dem Hinterstrang darstellt; dies ist die „Randzone" von Lissauer. Sie umfasst die Eintrittsstelle der hinteren Wurzeln und die zu beiden Seiten davon befindliche Partie; ihre Form und Breite ist je nach den einzelnen Rückenmarksgebieten verschieden. Diese ganze Randzone nun, die eigentlich schon zur weissen Substanz gehört, zeichnet sich durch eine überaus reichliche Ansammlung von Astrocyten aus; dicht gedrängt stehen hier diese Elemente, wobei sie noch durch ihre ausserordentlich reichliche und sehr feine Verästelung auffallen.

Von hier aus erstreckt sich noch die Glia, d. h. der Komplex der ektodermalen Spinnenzellen zapfenförmig oder in Form mehrerer Bündel, die sich auf Querschnitten wie Plaques ausnehmen (Hoche), eine Strecke weit in das bindegewebige Perineurium der hinteren Wurzeln hinein, wie das von Staderini[1]) für die Wurzeln der Hirnnerven und neuerdings von

1) Staderini, Contributo allo studio del tessuto interstiziale di alcuni nervi craniensi dell' uomo. Monitore zoolog. italiano, Anno I, 1890, p. 232.

Weigert (a. a. O, p. 547), Hoche[1]), Edinger[2]) und J. Schaffer[3]) für die sensibeln Wurzeln der Rückenmarksnerven sehr ausführlich beschrieben wurde. Hoche wies die gleichen Verhältnisse auch in den vorderen Wurzeln nach.

Auch jener schmale, noch zur grauen Substanz gehörige halbmondförmige Saum, der die eigentliche Rolando'sche Substanz von der hinteren Seite umfasst und als „Marginalzone der Rolando'schen Substanz" bezeichnet wird, begreift zahlreiche, hauptsächlich tangential angeordnete Spinnenzellen in sich.

Die Astrocyten der weissen Substanz gehören alle in die Kategorie der typischen Langstrahler. Von mehreren Seiten wird hervorgehoben, dass sie kräftiger, grösser, mit derberen Fortsätzen versehen seien als die der grauen Substanz. Damit stimmen meine Erfahrungen nicht überein; ich finde fast das Gegenteil, die meisten Astrocyten der Stränge erscheinen an meinen Präparaten eher kleiner, zarter verästelt als die Langstrahler der grauen Substanz, vor allem als die des centralen Gebietes, ihre Äste kürzer, einfacher. Was mir zunächst am meisten auffällt, ist, dass die meisten sich doch im ganzen relativ wenig von den Astrocyten der grauen Substanz unterscheiden; es ist dies deshalb zu verwundern, weil sie hier in ihrer Gesamtheit doch etwas ganz anderes zu stande bringen, als dort. In der grauen Substanz handelt es sich um eine diffuse Durchflechtung von Stützzellen und Nervenelementen, die komplizierten unregelmässigen Verästelungen der Nervenzellen, ihre zackigen Zellkörper werden von den Astrocytenfortsätzen korbartig umsponnen; in der weissen Substanz tritt uns ein ganz anderes Verhalten entgegen, hier handelt es sich mehr um Bildung eines regelmässigen, die Längsfasern umkreisenden Maschenwerkes, worin durch reichlicheres Zusammentreten der Astrocyten und ihrer Fortsätze einzelne derbere Züge, sog. „Gliasepta" hervortreten. Man sollte nun erwarten, dass dieses so gründlich verschiedene Gesamtverhalten auch mit etwas anderen Formverhältnissen der einzelnen Gliaelemente einhergeht, namentlich dass die

---

[1]) A. Hoche, Beitrag zur Kenntnis des anatomischen Verhaltens der menschlichen Rückenmarkswurzeln etc. Habilitationsschrift, Heidelberg 1891.

[2]) L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, 4. Aufl., 1893, p. 16.

[3]) J. Schaffer, Die oberflächliche Gliahülle und das Stützgerüst des weissen Rückenmarksmantels. Anat. Anz., Bd. IX, 1894, p. 262. — Derselbe: Beiträge zur Kenntnis des Stützgerüstes im menschlichen Rückenmarke. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 40, 1894, p. 54 ff.

Fortsätze vielleicht noch steifer sind oder andere Besonderheiten zeigen; dies ist nun, wie gesagt, nicht der Fall, zwischen den Astrocyten der weissen Substanz und den Langstrahlern der grauen bestehen keine sehr auffälligen Unterschiede.

Die Astrocyten, die inmitten der Stränge liegen, zeigen in der Regel eine mehr oder weniger gleichmässige Ausbreitung ihrer Äste nach allen Seiten hin. Je mehr wir aber unseren Blick gegen die Peripherie des Rückenmarkes hin wenden, desto ausgesprochener tritt uns an den Spinnenzellen eine charakteristische Eigenart entgegen. Sie besteht darin, dass nun die peripheriewärts gerichtete Verästelung mehr und mehr mächtiger wird, die innere an Dichtigkeit abnimmt. Die Zelle graviticrt nun nach der Oberfläche hin, ihr Schwerpunkt wird in die peripherische Verästelung verlegt. Den regelmässigsten Habitus zeigen die Zellen, die im Bereich des eingerollten, der vorderen Fissur zugekehrten „fissuralen" Abschnittes der Vorderstränge liegen; aber auch an anderen Stellen findet man stellenweise recht zierliche Exemplare. Von der kleinen Zelle geht ein dichter Pinsel von Ästen armleuchterartig, nach der Peripherie hin divergierend, aus, wobei die Äste einen mässig welligen, sich stellenweise überkreuzenden Verlauf zeigen und breit auseinanderfahrend die Peripherie erreichen, wo sie mit kleinen Knötchen endigen. Es ist an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass überhaupt alle Spinnenzellenfortsätze, die die Oberfläche des Markes erreichen, dort kleine rundliche oder fussförmige Anschwellungen bilden; der Komplex dieser Knötchen stellt die eigentliche Oberfläche des Organs dar. Von der inneren Seite der der Oberfläche nahe gelegenen Zellen entspringt ein zweites, ebenfalls divergierendes Fortsatzbüschel, das aber in der Regel nur aus spärlichen Fasern besteht, doch sind diese Fasern stark und oft von aussergewöhnlicher Länge; sie dringen nicht selten in der Bahn der sogen. Gliasepta von ihrem oberflächlichen Ursprunge her durch die ganze weisse Substanz hindurch tief in das Gebiet der grauen hinein.

Auch die Zellen, die in tieferen Schichten der weissen Stränge ihren Sitz haben, lassen von ihren peripherischen Fortsätzen einige bis zur Oberfläche hinaustreten, wobei diese breit, wie gespreizt auseinanderweichen. In der Verästelung aller Spinnenzellen der weissen Substanz herrscht überhaupt diejenige Richtung vor, die durch die Anordnung der gröberen „Gliasepta" vorgeschrieben ist.

Diese Gliasepta stellen nichts anderes dar, als die zu gröberen Bündeln zusammengefassten peripherischen Ausläufer der

in der weissen und teilweise auch in den peripherischen Lagen der grauen Substanz befindlichen, kettenartig zu Längsreihen angeordneten Astrocyten. Ob sich an der Bildung dieser Züge beim erwachsenen Menschen auch noch etwa die äusseren Fortsetzungen der Ependymzellen beteiligen, ist sehr unwahrscheinlich, wie das weiter unten näher besprochen werden soll. Jedenfalls aber bilden embryonal die Ependymfasern den massgebenden Faktor für die spätere Anordnung und Richtung der Gliasepta, denn bevor noch eigentliche Spinnenzellen in die Erscheinung getreten sind, zeigen die mit ihren Fortsätzen bis zur Oberfläche vordringenden Ependymzellen schon eine bestimmte typische Richtung, in der die Grundzüge der späteren Anordnung der Gliabalken unverkennbar sind. Wenn sich später die Golgi'schen Zellen anlegen, so halten sie sich ganz genau an diesen Grundplan, zuerst in den Verlauf ihres embryonalen „Hauptausläufers" (siehe weiter unten), und später, wenn dieser schwindet, in ihrer strahligen sekundären Ausbreitung im Bereich der weissen Substanz.

Diese so typische und regelmässige Anordnung der Gliabalken ist natürlich schon vielen früheren Forschern aufgefallen, und es liegen darüber schon aus der vergangenen Periode sehr ausführliche Darstellungen vor (so z. B. bei Frommann). Ein Irrtum, dem man früher ganz allgemein huldigte, war die Ansicht, dass es sich hier um Einstrahlungen der Pia mater handle; noch in den Schilderungen von Schwalbe[1]), Vignal[2]) (p. 391), Obersteiner[3]) u. a. spielen diese „Pialsepta" eine grosse Rolle. Und doch ist keine Thatsache sicherer, als die, dass wir es hier ausschliesslich mit Bündeln von ektodermalen Stützzellen zu thun haben. Auch das sogen. Septum posterius gehört in diese Kategorie mit dem Unterschied freilich, dass an dessen Bildung daneben noch den hinteren Ependymzellen des Centralkanales, die an dieser Stelle auch bei erwachsenen Geschöpfen ihre Fortsätze bis zur Oberfläche entsenden, ein wesentlicher Anteil zufällt. Von der Pia mater ist in diesem hinteren medianen Streifen jedenfalls nichts enthalten, von bindegewebigen Teilen überhaupt nur Blutgefässe und ihre Adventitia.

---

[1]) G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1881, p. 303.

[2]) W. Vignal, Sur le développement des éléments de la moëlle des mammifères. Archives de Physiologie normale et pathologique, Tome 1884, p. 230.

[3]) H. Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. 2. Aufl., Wien 1892.

Auch die Zusammensetzung der die oberflächlichste Schichte des Rückenmarkes bildenden „Gliahülle“ (Gierke a. a. O. p. 510) oder Gliarinde tritt an den Golgibildern mit einer Deutlichkeit zu Tage, die nichts zu wünschen übrig lässt (Fig. 22). Betrachtet man die mit der Weigert'schen Kupferhämatoxylinfärbung hergestellten Querschnitte des Rückenmarkes, aus welcher Gegend immer, so erkennt man, dass die dunkelblauen Faserbündel der Stränge nirgends direkt bis an die Oberfläche heranreichen, sondern überall noch von einem hellgelben, faserlosen Saum gegen die Oberfläche hin bedeckt werden. Diese oberflächliche Gliaschichte, für die ich den Namen „Peridym“ vorschlagen möchte, hat schon in den vergangenen Jahrzehnten die Aufmerksamkeit mehrerer Forscher gefesselt. Schon Bidder erwähnt ihrer kurz (a. a. O. p. 35), Frommann[1]) hat ihr eine ausführliche Darstellung zu Teil werden lassen und auch ihren Aufbau wenigstens so weit erkannt, dass er sie aus verfilzten Fasern mit eingestreuten Zellen bestehen liess. Kölliker (Handbuch 5. Aufl. 1867, p. 268) ging einen Schritt weiter; wir finden bei ihm schon die richtige, aber noch etwas zu allgemein gehaltene Angabe, dass die Rindenschicht aus einem dichtesten, zartesten Gewirr von „Bindesubstanzzellen“ bestehe. Golgi hat aber erst im Jahre 1871 ihre Zusammensetzung ganz zutreffend klargelegt, indem er nachwies, dass sie sich teils aus eigenen verästelten, tangentialen Gliazellen, teils aus den gegen die Oberfläche hinlaufenden Fortsätzen etwas tiefer gelegener Gliazellen zusammensetzt. Von neueren Forschern hat sich namentlich Schaffer (a. a. O.) sehr eingehend mit dieser Schichte befasst.

Nach Durchsicht meiner Weigert'schen Serien finde ich, dass das Peridym des Rückenmarkes nicht in allen Höhen gleich dick ist, sondern im Bereich der Intumescenzen, namentlich der Lendenanschwellung, eine besonders starke Entwickelung zeigt und namentlich auch von letzterer gegen den Conus terminalis hin eine allmähliche Zunahme an Breite erkennen lässt. Am beträchtlichsten ist es, wie schon Frommann beschrieben hat, an den Eintrittsstellen der vorderen und hinteren Wurzeln. Schaffer hat kürzlich mit Recht darauf hingewiesen, dass die Gliahülle bei verschiedenen Individuen oft einen ungleichen Entwickelungsgrad zeigt. Die innere Grenze des Peridyms erscheint stets zackig, infolge der vielen kegelförmigen Einmündungen der Gliasepta. An Nigrosinfärbungen ebenso wie auch bei der

[1]) C. Frommann, Untersuchungen über die normale und pathologische Anatomie des Rückenmarkes. Jena 1864, p. 28.

neuen Weigert'schen Gliafärbung stellt es sich als dunkler Saum dar. Die mit der letzteren hergestellten Präparate zeigen in dieser Schicht einen dichten Filz teils tangentialer, teils longitudinaler, teils auch radiärer Fasern.

Es hätte keinen Zweck, auf die mehr oder weniger mangelhaften Bilder, die noch andere Methoden über diese Substanzlage ergeben, einzugehen, es scheint zweckmässiger, gleich die schlechthin abschliessenden Bilder ins Auge zu fassen, die die Golgi'sche Methode bei Neugeborenen und Kindern davon gewährt (siehe Fig. 22). Das Peridym besteht nicht, wie das manche meinen, aus einem Geflecht isolierter Fasern, sondern aus lauter stark verästelten Zellen, aus Astrocyten. Man findet vor allem als Hauptbestandteil ganz tangential gelegene flächenhaft ausgebreitete Astrocyten, deren Fortsätze parallel mit der Oberfläche nach allen Seiten hin auseinanderstrahlen und die cirkuläre und longitudinale Faserung der Schichte bedingen. Selten liegt der Zellkörper ganz auf der Oberfläche, in der Regel hat er in den mittleren oder tieferen Schichten des Peridyms seine Lage, so dass er noch gegen die Oberfläche hin ganz minimale, gleich mit einem Knötchen endigende Ästchen abgeben kann. Auch von den tangen-



Fig. 22.
Oberflächliche Spinnenzellen („Peridym") aus dem Rückenmarke eines 3/4 jährigen Kindes.

tialen Fasern biegen die meisten, oft nach langem Verlauf, schief gegen die Oberfläche hin um und laufen da in eine Endverdickung aus. Gewöhnlich besitzen diese oberflächlichen Astrocyten neben ihren tangentialen Ästen auch noch ein inneres, rückläufiges Büschel, dessen spärliche Fasern in der Bahn der Gliasepta in die weisse Substanz eintauchen, um darin manchmal ziemlich weit einzudringen.

Zweitens kommen Astrocyten in Betracht, die nicht direkt in der Breite des Peridyms, sondern entweder unmittelbar darunter oder auch etwas tiefer, aber im ganzen doch noch in der Nähe der Oberfläche innerhalb der weissen Substanz liegen und die einen Teil ihrer äusseren Fortsätze im Peridym in die Tangentialrichtung umlenken lassen.

Einen sehr wesentlichen Anteil an der Bildung des Peridyms nehmen schliesslich noch die buschigen starren, bis zur Oberfläche vordringenden radiären Ausläufer von tiefer gelegenen Spinnenzellen; sie sind es, die die radiäre Faserung dieser Schicht bedingen.

Alle diese Fasergebilde, mögen es nun radiäre Fortsätze tiefer befindlicher Zellen oder tangentiale Ausläufer der oberflächlichen peridymalen Astrocyten sein, finden, wie schon erwähnt, mit kleinen Verdickungen ihr Ende. Diese Knötchen treten auf der freien Oberfläche des Markes mosaikartig zu einer offenbar lückenlosen, kompleten, äusserst feinen Grenzmembran zusammen, einer Art Cuticula (Membrana limitans meningea, His), die gegen die Pia mater hin das ektodermale Rückenmark vollkommen abschliesst. Die Knötchen sind an den einzelnen Fasern nicht immer von gleicher Dicke, was ich mir daraus erkläre, dass die Ausstrahlung der auf der Oberfläche ausmündenden Radiärfasern vielleicht stellenweise von verschiedener Dichtigkeit ist, so dass das Entstehen von Lücken in der Grenzmembran bloss durch stärkere Verdickung einzelner Faserenden vermieden werden kann. Gierke hat diese Grenzmembran fälschlich zur Pia gerechnet und sie als „Endothelmembran“ beschrieben.

Aber diese aus den Endknötchen zusammengesetzte Grenzhaut, diese Cuticula medullae spinalis, ist äusserst zart. Sie erscheint an gut konservierten Präparaten als ein sehr feiner homogener Saum, unter dem gleich die tangentiale Faserung des Peridyms beginnt. Manchmal freilich tritt uns ein anderes Bild entgegen. Zwischen jenem Saume und der tangentialen Faserung der Glia-

rinde kann ein spaltförmiger Zwischenraum zur Ansicht kommen. Ich halte diese Erscheinung für ein Kunstprodukt und erkläre mir ihr Zustandekommen auf folgende Weise. Es scheint, dass jene Cuticula an die innerste Lage der Pia mater in äusserst fester Weise angelötet ist. Wodurch dieser Zusammenhalt bewerkstelligt wird, ist freilich nicht klar, denn ein organischer, durch Gewebsteile vermittelter Zusammenhang, etwa in Form von Piafortsätzen, die in das Rückenmark eintreten, besteht ganz sicher nicht. Es muss hier meiner Ansicht nach eher eine amorphe Kittlage im Spiele sein, jedenfalls ist aber der Zusammenhang ziemlich fest, denn bei den Schrumpfungsvorgängen, die sich durch die Einwirkung gewisser Härtungsflüssigkeiten an dem Rückenmarke und speziell an dem Peridym einstellen, zeigt sich manchmal die merkwürdige Erscheinung, dass die geschilderte Cuticula einen innigeren Zusammenhang hat mit der Pia als mit der Faserung des Peridyms. Denn die Spalte, die als Produkt der Schrumpfung zu stande kommt, liegt nicht zwischen Pia und Grenzhäutchen, sondern zwischen dem Grenzhäutchen und dem Peridym. Die Spalte ist nach dem Grade der Schrumpfung von verschiedener Breite und erscheint leitersprossenartig durchsetzt von den herausgezerrten Endstücken der radiären Fortsätze der an der Oberfläche und in deren Nähe gelegenen Spinnenzellen. Insbesondere scheint die von Kultschitzky eingeführte Härtungsmethode die Entstehung eines solchen künstlichen Zwischenraumes zu befördern; an den vielen sonstigen Rückenmarksschnitten, die sich in meinem Besitz befinden, vermisse ich ihn vollständig, während er an einem mir vorliegenden Präparate, das nach jenem Härtungsverfahren behandelt ist, stellenweise als weite Lücke erscheint. Ich kann also in diesem Raume unmöglich etwas Natürliches, Präformiertes erblicken und bin daher nicht in der Lage, der Ansicht von Gierke und Schaffer (a. a. O. Arch. f. mikr. Anat. p. 48), die ihm die Bedeutung eines Lymphraumes beilegen, zustimmen zu können.

Die Bildung derartiger Grenzhäutchen beschränkt sich aber nicht nur auf die Oberfläche des Rückenmarkes. Eine ganz ähnliche Terminalmembran kommt auch als Wandschichte den Kanälen und Kanälchen zu, in die die das Innere des Rückenmarkes durchdringenden Blutgefässstämmchen eingebettet sind. Betrachtet man das Verhältnis der Spinnenzellen zu den Blutgefässen an Golgi-Präparaten, so findet man, dass sie sich zu den Wandungen der Kanäle, in denen die stärkeren Gefässe liegen, ungefähr in derselben Weise verhalten, wie zur Oberfläche des Markes.

Stellt sich ein Blutgefäss den Spinnenzellen in den Weg, so weichen die Ausläufer der letzteren ihm nicht aus, sondern endigen knapp vor dem Gefäss mit einer ähnlichen Verbreiterung, wie sie die Gliafasern auf der Oberfläche des Rückenmarkes aufweisen. Da nun die Astrocytenausläufer von allen Seiten auf das Blutgefäss eindringen, so entsteht rings um dieses herum eine ausserordentlich zarte röhrenförmige Cuticularmembran, durch die sich die Rückenmarkssubstanz gegen das Blutgefäss gleichsam abschliesst, ein förmlicher Kanal, in dem das Gefäss, von seiner schwachen Adventitia umgeben, als selbständiger, mit der Rückenmarksstruktur nicht zusammenhängender Fremdkörper eingebettet ist.

An sehr vielen gewöhnlichen Färbepräparaten des Rückenmarkes und auch des Gehirns findet man Stellen, wo das Gefäss seinen Kanal nicht ganz auszufüllen scheint, indem zwischen ihm und der Wandschicht ein schmaler heller leerer Raum in die Erscheinung tritt. Es bleibt einstweilen ganz der subjektiven Meinung überlassen, ob diese Räume, die übrigens ohne Frage infolge der Schrumpfung der Blutgefässe stets in wesentlich gesteigerter Form erscheinen, wirklich perivaskulären Lymphräumen entsprechen, wie sie His[1]) und Obersteiner[2]) seiner Zeit gedeutet haben. Einstweilen kann dieser Annahme freilich nicht viel Wahrscheinlichkeit zugesprochen werden, da einerseits der Nachweis eines Zusammenhanges dieser Räume mit äusseren Lymphgefässen am Rückenmarke bisher noch nicht gelungen ist (auch His vermochte diesen Zusammenhang nicht nachzuweisen), andererseits aber jener epicerebrale resp. epimedulläre Raum, d. h. der eigentlich gar nicht existierende Spalt zwischen der Oberfläche der Centralorgane und der „Intima pia", dessen innere Fortsetzungen diese Spalten darstellen würden, nach den herrschenden Anschauungen, die hauptsächlich auf den berühmten Untersuchungen von Key und Retzius[3]) basieren, nicht als Lymphraum gilt.

Aber unsere Kenntnisse von dem Bau und der Natur der „Glia" würden im höchsten Grade fragmentarisch bleiben, wenn wir nicht

[1]) W. His, Über ein perivaskuläres Kanalsystem in den nervösen Centralorganen und über dessen Beziehungen zum Lymphsystem. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XV, 1865, p. 127.

[2]) H. Obersteiner, Über einige Lymphräume im Gehirne. Sitzungsberichte der kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. 61, Abt. I, 1870, p. 57.

[3]) A. Key und G. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. I. Hälfte, Stockholm 1875, p. 41.

auch ihre Entwickelung ins Auge fassten. Diese ist es erst, die ein richtiges Verständnis der Stützzellen ermöglicht. Die Betrachtung der fertigen Astrocyten giebt über die Herkunft, den Charakter dieser Elemente keinen sicheren Aufschluss. Betrachtet man die reichlich verästelten Gliazellen, wie sie sich etwa an Golgischen Präparaten darstellen, so scheint es auf den ersten Blick noch am nächsten zu liegen, sie gleichzustellen den sternförmigen Zellen des Bindegewebes. Ist schon durch den Habitus der einzelnen Elemente eine solche Betrachtungsweise nahegelegt, so muss die Anschauung, dass man es mit einer Gattung von Bindegewebe zu thun habe, noch gefördert werden durch die Art und Weise, wie sich die Astrocyten in ihrer Gesamtheit verhalten, wie sie sich zu einem Stützgerüst verbinden, namentlich im Bereich der weissen Substanz. Hierzu kommt noch, dass bei den meisten Färbungen die der Oberfläche des Rückenmarkes anliegende Piallamelle sich ebenso färbt, wie die Rindenschichte des Rückenmarkes, das Peridym, so dass die beiden in der Regel in enger Berührung stehenden, ja geradezu verklebten Teile gleichsam zu einem einheitlichen, durch keine Grenzlinie unterbrochenen Lager zusammenzufliessen scheinen, woraus die Vorstellung entspringen kann, als wären die in das Peridym einmündenden Gliasepta der weissen Substanz Fortsetzungen, „Einstrahlungen" der Pia mater.

Kein Wunder also, dass Jahrzehnte hindurch sowohl die Spinnenzellen wie auch überhaupt alles, was im Rückenmarke und im weiteren Umfange im gesamten Centralnervensystem zwischen den Nervenzellen und Nervenfasern liegt, schlechthin als „Bindegewebe" galt, die Zellen unbedenklich als „Bindegewebszellen" figurierten. War diese Auffassung gleich von Anfang an, zu einer Zeit, da man noch in der Zwischensubstanz der Centralorgane eine weiche, körnige Masse erblickte, die vorherrschende, so musste sie in dem Masse noch tiefer Wurzel fassen, als in der Stützsubstanz ein fibrillärer Bau aufgedeckt wurde. Denn so lange die Glia als eine granuläre Masse galt, musste man sich doch sagen, dass diese Substanz, mag sie auch in die Bindegewebsgruppe gehören, von dem Bilde des gewöhnlichen Bindegewebes, wie es uns anderweitig entgegentritt, doch etwas abweiche (siehe z. B. Virchow's Cellularpathologie, 3. Auflage 1862, p. 257); sowie sich aber die Glia als ein Faserretikulum erwies, schien der Anschluss an das faserige Bindegewebe nach allen Richtungen hin gesichert.

Es ist noch nicht lange her, dass die bindegewebige Natur der Glia geradezu als selbstverständlich galt. Nicht nur dass Golgi z. B. in seiner oben erwähnten, so wichtigen Arbeit aus dem Jahre 1871 konsequent von Bindegewebszellen spricht, eine Anschauung, die er freilich schon im Jahre 1885 aufgegeben hat, nicht nur dass noch bei Gerlach (1870), bei Boll (1874) diese Auffassung vorherrscht, ja noch in der Zusammenstellung von Obersteiner vom Jahre 1892 (II. Auflage) erscheint das Stützgewebe als Bindesubstanz, und man kann sogar in Arbeiten aus der allerjüngsten Zeit Stellen finden, wo die Spinnenzellen den „Zellen des retikulären Bindegewebes“ gleichgestellt werden (s. z. B. Neurol. Centralblatt, 1893, p. 803 u. s. w.). Den Höhepunkt hat diese Lehre bei Gerlach erreicht, der die gesamte Glia aus elastischen Fasern bestehen liess.

Die neueren Forschungen haben hier nun gründlich Wandel geschafft. Die „Neuroglia“ ist ektodermal, dies ist das Hauptergebnis und das sicherste Ergebnis, zu dem diese Forschungen geführt haben. Die Stützzellen gehen aus derselben Anlage hervor, wie die Nervenzellen; damit soll nicht gesagt werden, dass sie auch in physiologischem Sinne als „nervös“ zu gelten haben. Nur die Anlage ist gemeinsam, in funktioneller Hinsicht tritt bald eine Differenzierung ein in Zellen, die durch Entsendung einer Nervenfaser zu den nervösen Vorgängen in Beziehung treten, in Neurocyten, und in solche, die sich zur Bildung eines Stützgerüstes für die Nervenelemente vereinigen und daneben noch, nach der Auffassung von P. Ramón, R. y Cajal und Cl. Sala, die Bedeutung von Isolatoren haben, in Stützzellen, Spongiocyten. Diese funktionelle Differenzierung lässt sich durchaus in eine Reihe stellen mit derjenigen, die in einem einfachen Sinnesepithel, z. B. der Riechschleimhaut vor sich geht, wenn sich dessen Elemente in Sinneszellen und indifferente Epithelzellen trennen. Freilich zeigen die Stützelemente der Sinnesepithelien überall recht einfache Formverhältnisse, während hier die der Stützfunktion dienenden Zellen in merkwürdig komplizierter Weise umgewandelt sind.

Wenn wir der historischen Entwickelung dieses so fundamentalen Nachweises nachgehen, so kommen wir auf Angaben zurück, die nicht auf der direkten Beobachtung der Entwickelungsweise der „Zwischensubstanz“ beruhen, sondern nur den Eindruck wiedergeben, den die „Glia“ in ihrem fertigen Zustande auf den Beschauer machte. So ist z. B. die alte Angabe

R. Wagner's[1]) aufzufassen, dass die „feinkörnige" Zwischensubstanz „nervös" sei, womit wohl gemeint ist, dass sie wie die nervösen Elemente, dem Ektoderm entstamme.

Es liegt aber auf der Hand. dass wenn über die Frage nach der Herkunft der Stützelemente eine bestimmte Antwort erzielt werden soll, dies bloss durch die direkte Beobachtung ihrer Histiogenese möglich ist. Daher das Bestreben der Histologen, die sich mit der „Glia" abgaben, ihre Untersuchungen auch nach dieser Seite hin auszudehnen. Hier sind namentlich Boll (a. a. O.), Vignal[2]) und Gierke (a. a. O.) zu nennen. Die Resultate, zu denen die drei Forscher gelangten, stimmen in der Hauptsache überein. Alle drei fassen die wesentlichen Elemente der Glia, die Spinnenzellen, nicht als bindegewebige Eindringlinge auf, sondern als Elemente, die an Ort und Stelle aus ursprünglichen Bildungszellen der Anlage des Centralnervensystems entstehen. So sagt Boll (p. 14), dass „die bindegewebigen Elemente von vornherein an Ort und Stelle vorhanden sind und einen integrie renden Teil der Embryonalanlage bilden und nicht erst durch von der Pia mater aus eindringende Fortsätze zwischen die nervösen Teile eingeschoben werden." Es muss aber angesichts dieser Stellungnahme als eine Inkonsequenz erscheinen, wenn Boll die Astrocyten trotzdem immer als „Bindegewebszellen", die Glia als „Bindegewebe des Centralnervensystems" bezeichnet. Auch Vignal kam zu diesem Ergebnis. Indem er die anfänglich ganz kernlose weisse Substanz des Rückenmarkes bei menschlichen Embryonen sich später allmählich mit Kernen, d. h. mit Gliazellen bevölkern sah und dabei alle Hinweise darauf, dass diese Zellen von aussen her eindringen, vermisste, sprach er die Vermutung aus, dass sie aus dem Bereich der grauen Substanz in die weisse hinauswandern, eine Deutung, die natürlich auch die Annahme einer ektodermalen Herkunft in sich schliesst.

Am entschiedensten ist aber ohne Frage für die ektodermale Natur des Stützgewebes Gierke eingetreten. Freilich ist dabei zu bemerken, dass die positiven embryologischen Beobachtungen dieses Forschers über die Vignal's nicht wesentlich hinausgehen. Auch Gierke ist wohl zu seinem so energisch vertretenen Standpunkte mehr durch Betrachtung des fertigen Gewebes, als durch eine erfolgreiche Beobachtung des werdenden gekommen.

Eine sehr mächtige Stütze gewannen die von diesen Forschern vertretenen Anschauungen durch die embryologischen Untersuchungen von His[3]), die sich von den schon erwähnten Untersuchungen dadurch unterscheiden, dass sie von viel früheren Stadien ausgehen. Aus den His'schen Forschungen ging die Herkunft wenigstens eines Teiles der Neuroglia aus den Zellen der Medullarplatte mit Bestimmtheit hervor. Für die Deiters'schen Zellen allerdings hatte His die Möglichkeit eines bindegewebigen Ursprunges offen gelassen. Er unterschied an der Neuroglia als Hauptbestandteil ein faseriges Netzwerk, das Myelospongium, das ausschliesslich aus den verzweigten äusseren

---

1) R. Wagner, Neurologische Bemerkungen. Göttinger Nachrichten, 1854, p. 28.

2) W. Vignal, Sur le développement des éléments de la moëlle des mammifères. Archives de Physiol. normale et pathol. T. 1884, p. 230.

3) W. His, Histogenese u. Zusammenhang der Nervenelemente. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1890, p. 103.

Fortsätzen der Ependymzellen hervorgehe, und darein eingelagert die Deiters'schen Pinselzellen, in denen er sekundär hinzugekommene, in das Markgerüst als fremde Elemente eingetretene Bindegewebszellen vermutete.

Hier ist noch nachzutragen, dass auch Götte[1]) schon früher auf Grund seiner embryologischen Untersuchungen alles, was im Rückenmark ist, auch die Stützzellen, aus dem Ektoderm ableitete.

In eine ganz neue Phase trat die Angelegenheit, als die Golgi'sche Methode zur Untersuchung dieser Frage herangezogen wurde. Es kann dies in der That als ein Wendepunkt in der Neurogliafrage betrachtet werden, denn haben auch die früheren Methoden nach dieser Seite hin manche wichtige Anhaltspunkte geliefert, so war ihre Leistungsfähigkeit doch immerhin sehr beschränkt, sowohl was die einwandfreie Sicherheit der Resultate betrifft, wie auch in dem Sinne, dass sie nur die Hauptpunkte, nicht aber alle Einzelheiten der hier in Frage kommenden Vorgänge zu ermitteln gestatten. Erst durch die Golgi'sche Methode erhielten wir über die Histiogenese der Stützzellen ganz positive klare Bilder, Bilder, die in allen Einzelheiten erschöpfende Anschauungen gewähren.

Die erste einschlägige Beobachtung rührt von Golgi her. Golgi führte im Jahre 1885[2]) an der Hand der Chromsilbermethode den bestimmten Nachweis, dass sich in der Embryonalperiode die basalen Enden sämtlicher Ependymzellen, d. h. der sog. Epithelzellen des Centralkanales als radiäre Fasern bis zur äussersten Oberfläche des Markes erstrecken[3]). Diese wichtige Angabe bildete den Ausgangspunkt der weiteren Entwickelung unserer einschlägigen Kenntnisse, ebenso wie jenes Stadium selbst den Ausgangspunkt darstellt für die Bildung der Neuroglia. Golgi selbst hat die weiteren Entwickelungsvorgänge nicht verfolgt.

Fritjof Nansen[4]) gelang es im Jahre 1886 zum erstenmal, die gesamte Neuroglia des Rückenmarkes bei einem Wirbeltiere mit der Golgischen Methode klar darzustellen. Seine Untersuchungen beziehen sich auf Myxine. Die Astrocyten zeigen bei diesem Tiere ein sehr charakteristisches Aussehen, ein Verhalten, das sie ohne weiteres als ektodermale, den Nervenzellen gleiche Elemente kennzeichnet. Auch sind bei diesem Tiere die von Golgi beim Hühnerembryo nachgewiesenen langen Ependymfasern zeitlebens, auch im ausgebildeten Zustande vorhanden. Die Verhältnisse liegen hier also

---

[1]) A. Götte, Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1875, p. 275.

[2]) C. Golgi, Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano, 1885/86, p. 178.

[3]) Genauer genommen hat vor Golgi schon Hensen das radiäre System auf Grund anderer Methoden beschrieben. Hensen giebt für das Kaninchen an, dass selbst zu einer Zeit, wo schon graue Substanz sich dem noch sehr breiten Epithel des Centralkanales auflagert, von den Zellen dieses Epithels Fortsätze in Form von Radiärfasern durch das ganze Mark ausgehen und sich mit ein wenig verbreiterter Basis an die „Membrana prima" inserieren (Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Band 1, 1876, p. 372.)

[4]) Fr. Nansen, Structur and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergen's Museums Aarsberetning for 1886. Bergen 1887, p. 160.

viel durchsichtiger, als bei höheren Wirbeltieren, und obgleich Nansen die Entwickelungsvorgänge der Stützelemente nicht direkt untersucht hat, so konnte er doch aus deren Betrachtung im entwickelten Marke durch einen Schluss a posteriori den wichtigen Satz ableiten, dass „auch die Neurogliazellen einen ektodermalen Ursprung haben und sich aus den Epithelzellen des Centralkanales entwickeln“.

Ramón y Cajal[1]) hat erst den Vorgang der Entwickelung der Astrocyten bei dem Hühnchen an der Hand der Silberbilder durch fortlaufende Untersuchung verschiedener Stadien klargelegt; auch bezüglich der Säuger vermochte er in seiner Arbeit schon einige einschlägige Bemerkungen beizufügen. Das Ergebnis, wozu Cajal kam, stimmt mit Nansen's Auffassung, von dessen Arbeit übrigens Cajal keine Kenntnis hatte, überein. Cajal schildert zunächst das Verhalten der radiären Ependymzellen im Hühnchenrückenmarke sehr genau, wobei er Golgi's Angaben namentlich durch die Beschreibung des merkwürdigen Verhaltens dieser Zellen ventral und dorsal vom Centralkanal ergänzt. Vom 8. Tage an gewahrt man einige Ependymzellen, deren Zellkörper nicht mehr knapp am Centralkanal, sondern weiter auswärts liegen. Diese Elemente bilden die Vorläufer der Spinnenzellen. Letztere treten in ihrer charakteristischen Form am 9.—10. Tage in die Erscheinung und lassen sich alle auf dislozierte und stark umgewandelte Ependymzellen zurückführen.

An Cajal schlossen sich bald eine Reihe anderer Forscher, wie v. Kölliker[2]), Van Gehuchten[3]), Lenhossék[4]), Retzius[5]) und Cl. Sala[6]) an, durch deren Bemühungen nicht nur die von dem spanischen Histologen mitgeteilten Befunde in den wesentlichsten Punkten Bestätigung erfuhren, sondern sich auch zahlreiche weitere Einzelheiten ergaben. Ich selbst darf das Verdienst für mich in Anspruch nehmen, zuerst bei dem menschlichen Embryo die einschlägigen Verhältnisse ausführlich beleuchtet zu haben. Wir können hier von einer Inhaltsangabe all' dieser Arbeiten absehen, da die Thatsachen, die darin niedergelegt sind, im folgenden ausführlich zur Sprache kommen sollen.

---

[1]) S. R. y Cajal, Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. Anat. Anz. Jahrg. V, 1890, p. 115. — Derselbe: Nuevos observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. Barcelona, 1890.

[2]) A. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Zweiter Beitrag: Das Rückenmark. Zeitsch. für wissensch. Zoologie. Bd. LI, 1890, p. 31.

[3]) A. Van Gehuchten, La Structure des centres nerveux. La moëlle épinière et le cervelet. La Cellule, T. VII. 1891, p. 104.

[4]) M. von Lenhossék, Zur Kenntniss der Neuroglia des menschlichen Rückenmarkes. Verhandl. der Anat. Gesellsch., 5. Versamml. 1891. (Anat. Anz. p. 193.) — Vergl. ausserdem die Darstellung des Stützgewebes in der 1. Auflage dieses Buches, p. 45—62.

[5]) G. Retzius, Ependym und Neuroglia. Biolog. Untersuch., Neue Folge V, 1893, p. 9.

[6]) Cl. Sala y Pons, La Neuroglia de los Vertebrados. Barcelona 1894.

Den Ausgangspunkt der Entwickelung bildet das Stadium, wo das eben zur Abschnürung gelangte Medullarrohr aus einer einzigen Schichte (Hensen) säulenförmiger Zellen besteht. Zwar täuschen die in verschiedenen Höhen an den Zellen angebrachten Kerne an Färbepräparaten eine Mehrschichtigkeit vor, doch ist dies ein Trugbild, indem alle Zellen mit ihren beiden oft unscheinbaren Enden den Centralkanal und die äussere Grenzfläche des Medullarrohres erreichen.

Diese ersten Zellen des Centralnervensystems gehören in ihrer späteren Verwendung in die Kategorie der Stützzellen, und so erscheint das Stützsystem der Centralorgane ontogenetisch älter als die nervösen Elemente. Mit der Zunahme des Markes an Umfang verlängern sich diese Zellen beträchtlich, ja sie verdünnen sich allmählich zu zarten Fasern, die nun das Mark, vom Centralkanal ausgehend, als Ependymfasern in radiärer Anordnung durchsetzen. Der innere Teil, derjenige der dem Centralkanal näher liegt, bewahrt mehr den Charakter eines eigentlichen Zellkörpers; er umfasst einen anfangs noch in verschiedener Entfernung vom Centralkanal gelegenen, später sich mehr und mehr an ihn herandrängenden Kern. Dieser Teil ist die „Ependymzelle", der äussere die „Ependymfaser". Das ganze System dieser radiären Fasern stellt nun das Ependymgerüst oder das Ependymium des Markes dar.

Golgi war, wie schon oben erwähnt, der erste, der die radiäre Anordnung der ersten Stützelemente bei dem Hühnchen nachwies und zeigte, dass auf einer frühen Stufe die ganze „Glia" durch diese Ependymzellen allein gebildet wird. Golgi's Befunde wurden seitdem sowohl für das Hühnchen, wie für andere Wirbeltiere von einer Reihe von Forschern bestätigt, so von Fritjof Nansen (Amphioxus, Myxine), Burckhardt[1] (Amphibien), Falzacappa[2] (Hühnchen), R. y Cajal (Hühnchen, Säuger, Reptilien), Lachi[3] (Hühnchen), v. Kölliker[4] (Säuger), Lenhossék (Mensch, Säuger, Hühnchen,

[1]) R. Burckhardt, Histologische Untersuchungen am Rückenmarke der Tritonen. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. XXXIV, 1889, p. 142.

[2]) E. Falzacappa, Ricerche istologiche sul midollo spinale. Rendiconto della R. Accademia dei Lincei, Vol. V. 1889, p. 696.

[3]) P. Lachi, Contributo alla istogenesi della nevroglia nel midollo del pollo. Memoria della Soc. Toscana di Scienca natur., Vol. 11, Pisa 1890.

[4]) A. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Zweiter Beitrag: Das Rückenmark. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 51, 1890, p. 32. — Derselbe: Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., Bd. II, 1893, p. 136.

Selachier, Petromyzon), Van Gehuchten[1]) (Hühnchen, Säuger), Retzius[2]) (sämtliche Wirbeltierklassen), Lawdowsky[3]) (Frosch), Cl. Sala[4]) (sämtliche Wirbeltierklassen, besonders Batrachier). Bei allen Wirbeltieren erscheint in den Anfangsstadien der Entwickelung das Mark von einem regelmässig angeordneten, schönen Ependymgerüst durchzogen, überall bildet dieses den Vorläufer der späteren Stützvorrichtungen.

Es scheint uns nun geboten, die weitere Entwickelung der Stützelemente nicht in der Weise darzustellen, dass wir gleich auch das Verhalten der anderweitigen Stützzellen in verschiedenen Phasen betrachten, sondern so, dass wir zunächst das Schicksal dieser ursprünglichsten Elemente des Markes, der Ependymzellen, im Zusammenhange weiter verfolgen und schliesslich auch noch ihr definitives Verhalten im entwickelten Rückenmarke ins Auge fassen, ein Punkt, den wir in der vorhergehenden Schilderung der Stützzellen absichtlich unberücksichtigt liessen. Wir wollen dabei die Beziehungen der Ependymzellen zu den sich bildenden Astrocyten ausser Acht lassen, und immer nur einfach das gegebene Bild analysieren, das das Ependymium in bestimmten Phasen darbietet, ohne Rücksicht darauf, ob es dieselben Elemente sind, die aus einer Phase in die andere hinübergenommen werden, oder ob sich eine beständige Neubildung abspielt.

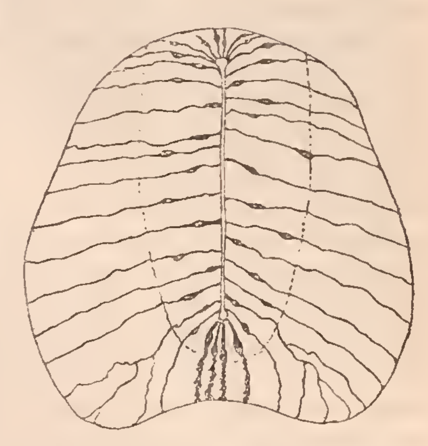


Fig. 23.
Querschnitt des Medullarrohres eines 4tägigen Hühnerembryos mit imprägnierten Radiärzellen.

Die geschilderte frühe Phase giebt Fig. 23 wieder, die die

1) A. Van Gehuchten, La Structure des centres nerveux. La moëlle épinière et le cervelet. La Cellule, T. VII, 1891, p. 104. — Derselbe: Le système nerveux de l'homme. Lierre 1893, p. 224.

2) G. Retzius, Zur Kenntnis der Ependymzellen der Centralorgane. Verhandl. des Biol. Vereins in Stockholm, 1891. — Derselbe: Ependym und Neuroglia. In Biol. Unters. N. F. V, 1893, p. 9.

3) M. Lawdowsky, Vom Aufbau des Rückenmarkes. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 38, 1891, p. 264.

4) Cl. Sala y Pons, Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona 1892. — Derselbe: La Neuroglia de los Vertebrados. Barcelona 1894.

Ependymzellen aus dem Medullarrohr eines 4tägigen Hühnerembryos darstellt. Von dem noch spaltförmigen Centralkanal her durchziehen die Ependymfasern seitlich in fast paralleler, oben und unten in radiär divergierender Anordnung das Mark. Das Zusammendrängen ihrer kernhaltigen Teile in den inneren Substanzlagen des Medullarrohres veranlasst hier die Bildung einer breiten kernreichen Schichte, der „Innenschichte" von His, der „Ependymkernzone", wie ich sie nennen möchte. Sie entspricht im allgemeinen dem späteren Epithel des Centralkanales, das sich aus dem Zustande dieser breiten Zone durch allmähliches Heranrücken der Kerne bis hart an den Centralkanal ableiten lässt. Alle Ependymfasern endigen am Rande des Markes mit kleinen dreieckigen Verbreiterungen. Die Ependymfasern der „Bodenplatte" (His), d. h. der späteren vorderen Kommissur zeigen ein merkwürdig rauhes Aussehen, sie sind plump und mit kleinen Stacheln versehen; auch lässt sich an ihnen schon auf dieser frühen Stufe eine allerdings einstweilen erst schwach angedeutete tonnenförmige Anordnung nachweisen, die sich auch an den seitlich davon gelegenen Ependymfasern ausprägt. Diese Anordnung, die, wie wir sogleich sehen werden, erst später recht eigentlich zur Geltung kommt, ist eine Folge der schon in dieser Phase beginnenden Einrollung der Vorderstränge, derjenigen Erscheinung, die allmählich zur Bildung der vorderen Fissur führt. Bemerkenswert ist noch, dass die Ependymzellen, die in der ventralen Abteilung des Markes rechts und links neben der Bodenplatte liegen, sich schon jetzt dadurch vor den anderen, stets ungeteilten Fasern auszeichnen, dass ihr Fortsatz sich während seines peripherischen Verlaufes in 3—4 oder mehr Äste auflöst. In der Regel ist es auf diesem Stadium jederseits nur eine einzige Zelle, die diese Eigenart erkennen lässt. Diese schon so früh verästelte Zellengattung lässt sich durch die nächsten Phasen hindurch verfolgen und setzt uns dadurch in den Stand, zu bestimmen, welche Umlagerungen in dem sich entwickelnden Marke vor sich gehen; es stellt sich in dieser Beziehung heraus, dass die Gegend, in der sie sich verästeln, das Gebiet also, das ursprünglich die ganze Breite der ventralen Fläche des Markes bildet, später ganz in die Bildung der ventralen Fissur aufgenommen wird; die ganze spätere Stirnseite des Markes rückt also von der Seite her heran.

Etwas spätere Stadien vergegenwärtigen die Figuren 24 und 28. Zwei Punkte sind es, worin gegenüber dem früheren Verhalten

an den Ependymzellen eine Änderung eingetreten ist. An dem nach aussen ziehenden Fortsatz bemerkt man, namentlich im Bereich der grauen Substanz, kleine Unregelmässigkeiten, Varikositäten, rauhe Fädchen; auffallender aber ist der Umstand, dass fast alle Ependymfasern in ihren äusseren Teilen, von der Stelle an, wo sie die weisse Substanz betreten, namentlich beim 10tägigen

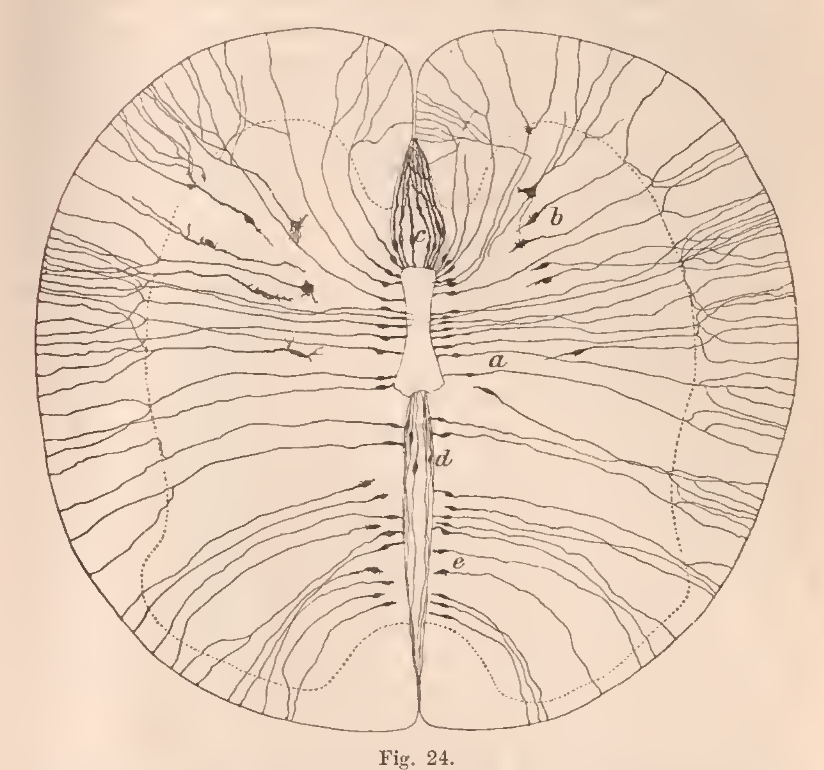


Fig. 24.

Rückenmark eines 3 cm langen menschlichen Embryos, mit imprägnierten Ependymzellen und Astroblasten, nach Retzius. a Ependymzellen, b Astroblast, c vorderer Ependymkeil, d Septum posterius, e Astroblasten, die zum Septum posterius orientiert sind.

Hühnchen, vielfach einer Teilung in mehrere Äste unterliegen, ja manchmal förmliche Büschel bilden, deren Zweige breit auseinanderstrahlend alle zur Peripherie ziehen, um dort mit den charakteristischen Endknötchen auszulaufen.

Aber die Rauhigkeit sowohl, wie die Teilung des Endstückes der Ependymfasern ist keine allgemeine Erscheinung, sie kommt

z. B. dem menschlichen Rückenmarke wenigstens in dem Masse, wie dem des Hühnchens, nicht zu. Dies erhellt namentlich aus der Figur auf der Tafel II, die das Stützsystem des Rückenmarkes von einem 14 cm langen menschlichen Embryo darstellt. Uns interessiert an dieser Zeichnung speziell nur die linke Hälfte, in der die Ependymzellen isoliert zur Ansicht gebracht sind. Wir haben es hier mit einem etwas späteren Stadium zu thun; jenes Anfangsstadium, da das ganze Stützsystem nur von Ependymzellen gebildet wird, ist beim menschlichen Embryo mit der Golgi'schen Methode bisher noch nicht untersucht worden. Denn schon beim 3 cm langen Embryo, dessen Rückenmark, nach einer Zeichnung von Retzius, in der Fig. 24 wiedergegeben ist, sind neben den Ependymzellen auch die Vorläufer der späteren Gliazellen vorhanden.

Ich möchte nun den Leser bitten, das Verhalten der Ependymzellen auf Tafel II, sowie an den beiden Figuren 24 und 29 etwas genauer ins Auge zu fassen. Die schlanken, spindelförmigen Zellkörper der „Ependymzellen" schliessen sich am Centralkanal zur Bildung des bekannten zierlichen Epithelkranzes aneinander und gehen am basalen Pol in je einen zarten, glatten, nervenfaserartigen Fortsatz über, der in einer bestimmten Anordnung, unter sanften Schlängelungen, radiär gegen die Oberfläche hinstrebt, um an ihr mit einer kleinen, kegel- oder keulenförmigen Verdickung zu endigen. Im äussersten, der weissen Substanz angehörenden Abschnitt gabeln sich diese Fasern in der Regel spitzwinklig in 2—3 Äste; eine reichere Verästelung kommt nur denjenigen Ependymfasern zu, deren Zellkörper gerade an der Grenze zwischen vorderer und seitlicher Abteilung des Centralkanals ihren Sitz haben; die Fortsätze dieser besonders verästelten Ependymzellensorte breiten sich am medialen, der vorderen Fissur zugekehrten Teil der Vorderstränge aus. — Die Zahl der Ependymfasern ist eine beschränkte, namentlich ziehen sie seitlich in weiteren Abständen von einander.

In der Gegend der vorderen Fissur erscheinen die Ependymfasern auch auf diesem Stadium derber als die seitlichen und lassen die schon bei dem einige Tage alten Hühnchen angedeutete meridianartige Anordnung noch viel ausgesprochener, in viel zierlicherer Form erkennen. Ramón y Cajal hat diese Anordnung beim Hühnchen und bei Säugern zuerst beschrieben, Retzius[1]) sie durch den Namen „vorderes Keilstück" gekennzeichnet;

[1]) G. Retzius, Zur Kenntnis der Ependymzellen der Centralorgane. Verhandl. d. Biol. Vereins in Stockholm, 1891.

v. Kölliker nennt diese Bildung „ventrales Ependymseptum“. Man vermag die Entstehung dieser Figur an Entwickelungsstadien (beim Hühnchen) von Schritt zu Schritt zu verfolgen; sie hängt, wie schon gesagt, mit der Bildung der vorderen Fissur zusammen.

Hinten in der Mittellinie bilden die Ependymfasern auch eine ähnliche, aber viel unansehnlichere Tonnenfigur, das „hintere Keilstück“ von Retzius und treten dann zu einem sagittalen Bündel, dem hinteren Ependymstrang oder Septum posterius zusammen. Dieses Septum läuft, aus ganz parallelen Fasern bestehend, in gerader Richtung nach hinten, um die Oberfläche im Bereich des schwachen Sulcus posterior zu erreichen, wobei die Fasern in ihrem allerletzten Stück eine schwache Divergenz zeigen und an ihrem Endpunkte alle die gewöhnlichen Verbreiterungen erkennen lassen. Es ist also gleich hier darauf hinzuweisen, dass auf diesem Stadium eine „hintere Fissur“ nicht existiert.

An der seitlichen Ausbreitung der Ependymfasern fällt eine beträchtliche Lücke auf: das ganze Gebiet der Hinterhörner und auch der Hinterstränge ermangelt — abgesehen vom Septum posterius — der Ependymfasern. Auch diese Erscheinung findet in der Entwickelungsgeschichte ihre Erklärung. Ursprünglich stellt der Centralkanal, wie auf Fig. 23, eine lange sagittale Spalte dar, die ventral und dorsal bloss durch eine schmale Boden- und Deckplatte abgeschlossen wird. Dieser spaltförmige Hohlraum schwindet nun nach und nach bis auf den ventralsten Abschnitt; der ganze dorsale Teil gelangt zur Obliteration. Was geschieht nun aber mit den vielen Ependymzellen, die diesen ansehnlichen dorsalen Abschnitt begrenzten; werden sie allmählich nach vorn gezogen und in den Epithelkranz des später so viel kleineren rundlichen Centralkanals aufgenommen? Dies ist nicht der Fall. Wie ich dies zuerst mit Hilfe der Golgi'schen Methode genau nachgewiesen zu haben glaube[1]), bleiben sie alle in ungefähr derselben Gegend, in der sie sich ursprünglich befanden, sitzen, nur rücken ihre Zellkörper unter Verlust ihres Härchens etwas nach aussen, wodurch sie aus Ependymzellen zu Deiters'schen Zellen, angehenden Spinnenzellen degradiert werden. Da nun das aber gerade diejenigen Ependymzellen sind, die ursprünglich Hinterhorn und Hinterstrang durchsetzten, so bleiben diese Abschnitte bei der

---

[1]) M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der Neuroglia des menschlichen Rückenmarkes. Verhandl. d. Anat. Gesellsch., 5. Versamml., 1891, Anatom. Anz. p. 93.

späteren Verteilung der Ependymfasern auf dem Umriss des Markes unberücksichtigt. Aus dieser Darstellung geht also von selbst hervor, dass der ursprünglich in dorso-ventraler Richtung sehr ausgedehnte Centralkanal nicht durch gleichmässige Reduktion seine spätere Form und Grösse gewinnt, sondern dass es sich um eine richtige Verlötung der Wandschichten seines dorsalen Abschnittes handelt. Ähnliche Anschauungen wurden schon früher auf Grund embryologischer Untersuchungen von Waldeyer[1]), Balfour[2]), His[3]), Barnes[4]), Corning[5]) ausgesprochen. Zu demselben Ergebnis gelangen einige neuere einschlägige Arbeiten, wie die von Wilson[6]) und Prenant[7]).

Noch wäre bezüglich der am Centralkanale stehenden Zellkörper (s. Fig. 25) zu erwähnen, dass jede Zelle zu innerst einen verdickten Cuticularsaum (Membrana limitans interna) und von dessen Mitte hervorragend ein Härchen trägt. Dieses „Härchen" ist schon sehr frühzeitig vorhanden. Retzius hat es schon bei dem 3 cm langen menschlichen Embryo nachweisen können; an den Golgi-Bildern präsentiert es sich als ein stets in der Einzahl vorhandenes, an seinem Ende manchmal umgekrümmtes, oft sehr langes Stäbchen, das mehr den Eindruck einer starren Cuticularbildung, als den eines „Flimmerhaares" macht. In der I. Auflage dieses Werkes habe ich mich denn auch auf Grund dieses Verhaltens gegen die Deutung dieser Bildungen als „Flimmerhaare" ausgesprochen. Indessen hat seitdem v. Kölliker (Handbuch d. Gewebelehre p. 143) soviel Beweise für die Flimmerung dieser Elemente beigebracht, dass ich an meinem Standpunkt nicht mehr

---

1) W. Waldeyer, Über die Entwickelung des Centralkanals im Rückenmark. Archiv f. path. Anat., 1876, Bd. LXVIII, p. 20.

2) F. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von C. Vetter. Jena 1881, II. Bd.

3) W. His, Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Abh. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. XIII, 1886, p. 479.

4) Barnes, On the Development of the posterior fissure of the Spinal cord and the Reduction of the Central Canal in the Pig. Proc. Amer. Acad. arts and sc. 1884.

5) H. K. Corning, Über die Entwickelung der Substantia gelatinosa Rolandi beim Kaninchen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 31, 1888, p. 594.

6) J. T. Wilson, On the Closure of the central canal of the spinal cord in the foetal lamb. Transact. intern. med. Congress Sydney 1892.

7) A. Prenant, Critériums histologiques pour la détermination de la partie persistante du canal épendymaire primitif. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol., Bd. XI, 1894, p. 1.

festhalten zu können glaube, um so weniger, als ich mir in der That sagen muss, dass es sich in dem starken „Stäbchen", das die Golgi-Präparate darbieten, vielleicht doch nur um den Komplex feinerer, durch die Chromsilbermethode zu einer scheinbar einheitlichen Bildung verlöteter Härchen handelt.



Fig. 25.

Aus der Tafel II wird man erkennen, dass den Ependymzellen schon in dieser Phase im ganzen ein bescheidener Anteil am Stützgerüst zukommt. Doch gewinnen sie

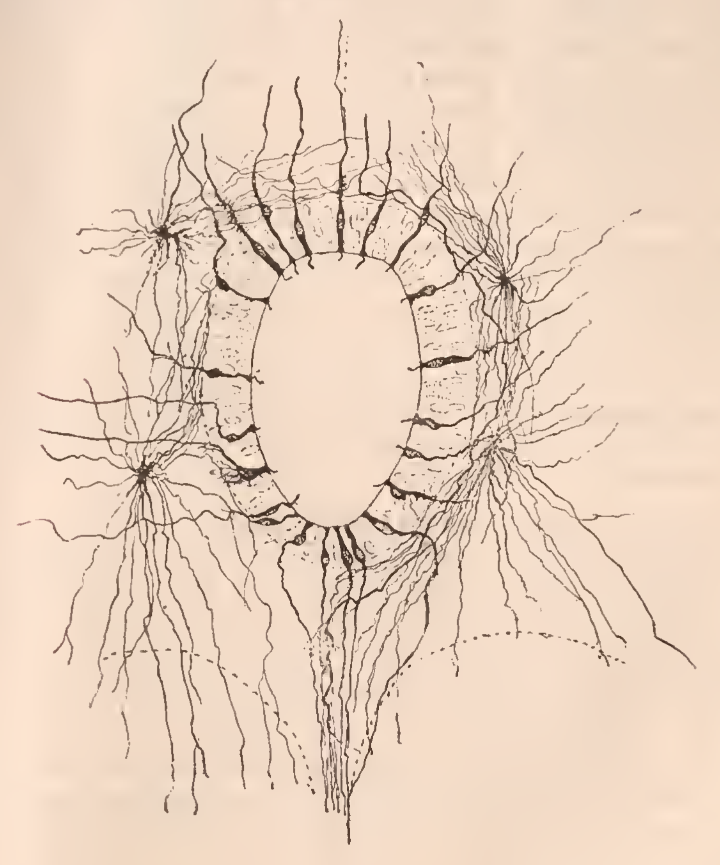


Fig. 26.

Fig. 25 u. 26. Aus dem Rückenmark eines 23 cm langen menschlichen Embryos. Ependymzellen und Substantia gelatinosa centralis.

an Bedeutung und Interesse einerseits durch den Umstand, dass die Richtung ihrer Ausläufer bestimmend ist für die Anordnung der übrigen späteren Stützzellen — sie bilden noch immer gleichsam das Skelett des gesamten Gliagerüstes — dann aber noch mehr dadurch, dass sie onto- wie phylogenetisch den ältesten Bestandteil des Stützgerüstes, die direkten Abkömmlinge der die Medullarplatten bildenden Ektodermzellen oder vielmehr diese selbst in modifizierter Form darstellen. Ihr Komplex bildet das „Urgerüst" des Markes, zu dem sich die übrige Neuroglia als neuerer Erwerb hinzugesellt.

Es fragt sich nun, was mit dem Ependymgerüst weiterhin geschieht, vor allem wie es sich im Rückenmarke des entwickelten Menschen verhält? Besteht es in der Form, wie es uns in Tafel II entgegentritt, nur in der Fötalperiode, oder wird es auch in die definitive Einrichtung unverändert übernommen? Es erhebt sich namentlich die Frage, ob auch späterhin alle Ependymfasern bis zur freien Oberfläche ausstrahlen. Bei Amphibien und Fischen, einschliesslich der Cyclostomen und des Amphioxus, ist dies bestimmt auch im ausgebildeten Zustande der Fall. Für die höheren Vertebraten hingegen ist es nur bezüglich des „vorderen Keilstückes" und des Septum posterius allgemein zugegeben, für die seitlichen Ependymfasern hat R. y Cajal bei mehreren Anlässen die Ansicht ausgesprochen, der sich in der Folge auch Retzius, Cl. Sala und v. Kölliker angeschlossen haben, dass sie im Laufe der Entwickelung einer Atrophie unterliegen, so dass sie dann schon in der Nähe des Centralkanales ein freies, verzweigtes Ende finden.

In der I. Auflage glaubte ich mich gegen diese Anschauung aussprechen zu sollen, indem ich die Vermutung äusserte, dass die Annahme einer solchen Atrophie auf dem Misslingen der Färbung der Ependymzellen auf späteren Stadien beruhen könne. Ich hielt es für wahrscheinlich, dass sich die Ependymfasern auch im ausgebildeten Zustande als äusserst dünne, spärliche Fasern bis an den Rand des Rückenmarkes hinschlängeln.

Auf Grund meiner seitdem fortgeführten Untersuchungen bin ich nun von dieser Anschauung vollkommen zurückgekommen und gebe nun auch das Eintreten jener Reduktionsvorgänge, wie sie jene Forscher schildern, zu.

Ich lege der nachfolgenden Darstellung den Zustand des Ependymiums beim $^3/_4$jährigen Kinde zu Grunde (Taf. I), wobei ich von

der Auffassung ausgehe, dass das in dieser Phase bestehende Verhalten bereits in der Hauptsache als ein definitives zu betrachten sei.

Die Reihe der den Centralkanal begrenzenden Epithelzellen zeigt gegenüber dem früheren Verhalten keinen wesentlichen Unterschied; der Kern liegt innerhalb des Zellkörpers bald ganz am Centralkanale, bald etwas entfernter davon, wodurch geringe Verschiedenheiten in der Form der Zellen hervorgerufen werden. Im Kerne fallen bei geeigneter Färbung mehrere auffallend stark tingierte Kernkörperchen auf; die schon oben erwähnte Cuticularplatte an der Innenfläche der Zellen ist noch vorhanden und färbt sich mit der neuen Weigert'schen Gliafärbung intensiv blau, und zwar merkwürdigerweise nicht als zusammenhängender Streifen, sondern, wie das Weigert nachwies, in Form mehrerer nebeneinander liegender Punkte. Auch Prenant[1]) hat neuerdings diese Punkte bei Schafembryonen wahrgenommen, doch sah er an jeder Zelle nur zwei davon, je einen an den beiden seitlichen Endpunkten der Cuticularplatte.

Die vorderen Ependymzellen laufen in derbe faserige Fortsätze aus; diese erreichen auch im reifen Zustande den Boden der vorderen Fissur und die benachbarten untersten Teile ihrer Seitenwandung. Die meridianartige Anordnung ist freilich jetzt schon so ziemlich verwischt, die Fasern bilden keine regelmässigen Bogen mehr wie früher, sondern lassen oft unregelmässige Schlängelungen erkennen, sie bilden ein förmliches Gewirr miteinander, wodurch die ganze Figur ihre frühere so typische Form einbüsst. Dabei erscheinen die Fasern ziemlich derb, aber glatt und ungeteilt.

Auch die hinteren Ependymzellen bewahren insofern ihr primitives Verhalten, als sie auch jetzt noch unter Bildung des Septum posterius bis zur oberflächlichen hinteren Medianfurche heranziehen; dies kommt an meinen Präparaten ganz deutlich zur Ansicht. Bevor sie sich aber zu diesem Septum vereinigen, zeigen sie im Bereich der sogen. hinteren grauen Kommissur eine breit aufgelockerte Anordnung, die an den früheren „hinteren Ependymkeil" erinnert, daraus hervorgegangen ist, sich aber davon durch den unregelmässig durcheinander geschlungenen Verlauf der Ependymfasern unterscheidet. Namentlich bilden die seitlichen Fasern oft

[1]) A. Prenant, Critériums histologiques pour la détermination de la partie persistante du canal épendymaire primitif. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. XI, 1894. p. 5.

sehr weit ausgezogene, unregelmässige Schlingen. Im Septum selbst aber weisen die Ependymfasern einen parallelen Verlauf auf.

Das Septum posterius ist also wesentlich eine Bildung des Ependyms, wozu noch zahlreiche eingelagerte Spinnenzellen kommen. Der Streifen galt bis vor kurzem als eine Einsenkung der Pia mater und man hat daher beharrlich von einer „hinteren Fissur“ gesprochen, die allerdings von jenem Fortsatz vollkommen ausgefüllt werde. Diese Darstellung erweist sich nun als unhaltbar; das Rückenmark ist hinten an den meisten Stellen unzweifelhaft ungespalten; es weist wohl einen Sulcus, aber keine Fissura posterior auf, indem das Septum posterius, das, nebenbei gesagt, oft gar nicht stärker erscheint als die übrigen Gliasepta der weissen Substanz, eine eigene Bildung des Rückenmarkes darstellt und von der Pia mater nichts enthält[1]. Dass eine eigentliche Diskontinuität der Rückenmarksubstanz durch das Septum posterius nicht veranlasst wird, ergiebt sich auf das evidenteste daraus, dass man innerhalb des Septum posterius selbst richtige Spinnenzellen antrifft, die ihre Verästelung in beide Rückenmarkshälften hineinragen lassen, und dass die benachbarten, im Hinterstrang befindlichen Astrocyten ihre Fortsätze vielfach ungeniert quer über das Septum hinwegschicken. Indessen soll nicht geleugnet werden, dass man doch, namentlich am Rückenmarke Erwachsener, an manchen Stellen die Andeutung einer von dem hinteren Sulcus ausgehenden, aber nie tief eingreifenden Spaltbildung wahrnimmt. Man findet sie namentlich, wie ich in Übereinstimmung mit einer älteren Angabe von Arnold[2] und mit der soeben erschienenen Darstellung Schaffer's (a. a. O. Arch. f. mikr. Anat. 1894, p. 43) an meinen Präparaten sehe, im Lumbalteil ausgeprägt, sie schneidet aber nie tiefer ein als bis zu einem Drittel des Septum posterius. Diese Spaltbildung ist eine sekundäre Erscheinung, sie ist, wie ich glaube, überall an den Eintritt von Blutgefässen in der hinteren Mittellinie geknüpft, und wenn man auch auf dem Querschnitte kein Blutgefäss findet, so erklärt sich das wohl daraus, dass sich die Spalte in der Längsrichtung noch etwas über die Eintrittsstelle des Gefässes ausdehnt. Jedenfalls ist sie als eine

---

[1] Zu ähnlichem Ergebnis gelangte unlängst A. Robinson in einer fleissigen embryologischen Arbeit (On the development of the posterior colums etc. Studies in Anatomy from the Anat. Departm. of the Owens College. Vol. I., Manchester 1891, p. 98).

[2] Fr. Arnold, Bemerkungen über den Bau des Hirns und Rückenmarks. Zürich 1838, p. 3.

sekundäre Auseinanderspaltung innerer Elemente des Rückenmarkes aufzufassen und lässt sich mit der vorderen Fissur nicht vergleichen, denn diese kommt durch Wachstumsdifferenzen der ventralen Teile, als eine grubenförmige Vertiefung der Oberfläche zwischen gewucherten Partien zu stande.

Was die seitlichen Ependymzellen betrifft, so ist zunächst hervorzuheben, dass ihr Gebiet innerhalb des Epithelkranzes im ausgebildeten Rückenmarke sehr beschränkt ist, indem die Ependymzellen, deren Fortsätze sich zur vorderen und hinteren Kommissur hinneigen, sich also an der Bildung der beiden Ependymkeile beteiligen, von vorn und hinten ziemlich weit auf die Seitenwand des Centralkanals übergreifen; nur ein kleines Stück des Epithels bleibt für die seitlichen Ependymzellen übrig. Offenbar ist hier über das in Tafel II dargestellte Stadium hinaus noch ein reichlicher Austritt von seitlichen Ependymzellen, eine Umwandlung solcher zu Spinnenzellen vor sich gegangen. Die Zellen, die noch im Epithel sitzen geblieben sind, setzen sich zwar auch im ausgebildeten Marke, an ihrem basalen Pole in eine Faser fort, die das Gebiet der sogen. Substantia gelat. centralis radiär durchsetzt; diese Fasern sind aber hier von Anfang an sehr dünn, viel dünner, als die Ependymfasern der vorderen und hinteren Gegend und erreichen stets noch im Bereiche des kommissuralen Teiles der grauen Substanz ihr Ende, indem sie hier in der Regel in zwei bis drei Zweige zerfallen, die nach einem sehr unregelmässigen Verlauf bald frei auslaufen. Man darf also aus diesem Bilde auf einen Schwund des langen peripherischen Fortsatzes schliessen. Diese Atrophie beginnt ungefähr, wenn der menschliche Embryo 35 cm lang ist; noch bei dem 30 cm langen sah ich die Fasern bis zur Pia mater hinausziehen. Indessen scheinen hier individuelle Verschiedenheiten zu herrschen, denn Retzius hat schon bei 15 cm Länge eine Atrophie nachweisen können. Nach dieser Phase gelingt es dann seltener, einzelne Fasern soweit hinaus zu verfolgen, auch zeigen sie dann mehr und mehr durch ihre Schlängelungen und ihre sehr variköse Beschaffenheit Hinweise auf einen beginnenden körnigen Zerfall, bis sich allmählich das geschilderte reduzierte Bild einstellt. Indessen kann ich nicht umhin zu bemerken, dass man hier auch eine andere Deutung heranziehen könnte, bei der eine „Atrophie“ nicht in Betracht käme, die Auffassung nämlich, dass die kurzen Ependymzellen mit den früheren, langen nicht identisch sind, dass sie eine neue, schon ohne die langen Ausläufer sich anlegende

Zellengeneration darstellen, indem die früheren langen Ependymzellen alle aus dem Epithel hinausgewandert sind und sich zu Gliazellen umgeformt haben.

Es soll hier gleich darauf hingewiesen werden, dass diese Verkümmerung des Ependymgerüstes nur eine den höheren Formen zukommende Erscheinung ist, bei niederen Gattungen der Vertebraten spielt das Ependymium zeitlebens eine hervorragende Rolle. Auch möchte ich noch besonders betonen, dass sich die vorstehende Darstellung durchaus nur auf das Rückenmark bezieht. In manchen anderen Teilen des Centralnervensystems bleiben nämlich die Ependymzellen und Fasern auch nach vollendetem Wachstum in ihrer embryonalen Form erhalten, auch bei höheren Vertebraten. Hierauf näher einzugehen, liegt nicht im Plane dieser Arbeit[1].

Dass der Centralkanal samt seinem Ependym bei dem Menschen keine funktionelle Bedeutung besitzt und mehr nur ein entwickelungsgeschichtliches Überbleibsel darstellt, ergiebt sich aus der bekannten Thatsache, dass sich am Centralkanal später sehr oft regressive Veränderungen einstellen, wie vor allem die Obliteration. Freilich ist in solchen Fällen stets die Frage zu erwägen, ob es sich nicht um ein Kunstprodukt handelt, um ein Erzeugnis der mechanischen Manipulationen bei der Herausnahme des Rückenmarkes? Wissen wir doch aus der sehr sorgfältigen experimentellen Arbeit Van Gieson's[2], zu welch eingreifenden Veränderungen in der ganzen inneren Anordnung des Rückenmarkes scheinbar unbedeutende äussere Eingriffe führen können. Wenn durch ein unvorsichtiges Manipulieren bei der Herausnahme des Rückenmarkes so weitgehende Veränderungen, wie eine scheinbare Verdoppelung des Markes, „Heterotopieen" grauer Substanz u. s. w. zu stande kommen können, wie sehr muss derartigen Alterationen der kleine Centralkanal ausgesetzt sein.

Gehen wir nun über zur Entwickelung der eigentlichen „Gliazellen", unserer Astrocyten. Meine eigenen Erfahrungen über diesen Punkt, speziell was die ersten Entwickelungsphasen

---

[1]) Wer sich über das Verhalten der Stützelemente in anderen Provinzen des Centralnervensystems orientieren will, findet die gesuchten Angaben teils einzeln zerstreut in den betreffenden Spezialarbeiten, teils aber ausführlich zusammengestellt in der allerdings nicht einem Jeden leicht zugänglichen verdienstvollen Dissertation von Cl. Sala y Pons: La Neuroglia de los Vertebrados. Barcelona 1894.

[2]) Ira van Gieson, A study of the Artefacts of the Nervous System. New York medical Journal, 1892.

betrifft, beziehen sich hauptsächlich auf Hühnerembryonen, doch ersehe ich aus den in meinem Besitze befindlichen Präparaten von sehr jungen Säugerembryonen, dass die Sache auch hier im wesentlichen in der gleichen Weise vor sich geht.

Die Bildung der Astrocyten kündigt sich so viel ich sehe beim Hühnchen am 8. Tage an (Fig. 27); bis dahin sind nur Ependymzellen vorhanden. In dieser Phase nun gewahrt man, zu allererst im Bereich des Vorderhorns, einige Elemente, die an die Epen-

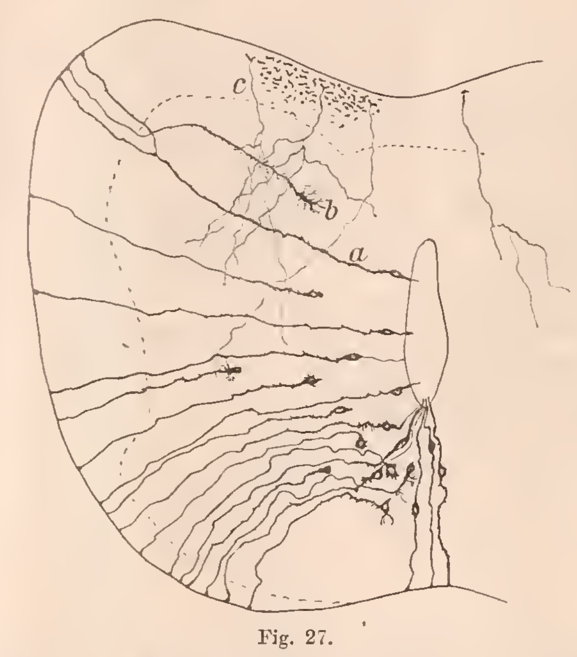


Fig. 27.
Rückenmark des 8 tägigen Hühnchens. Entwickelung der Stützzellen. a Ependymzellen, b schon herausgerückte Ependymzelle (Astroblast), c Kollateralen des Vorderstranges.

dymzellen den frappantesten Anschluss zeigen, mit ihren faserförmigen Fortsetzungen wie diese die Peripherie des Markes erreichen, wo sie mit der bekannten dreieckigen Verbreiterung endigen, sich aber von den eigentlichen Ependymzellen dadurch unterscheiden, dass ihr Zellkörper nicht mehr am Centralkanal, sondern weiter auswärts liegt, mit dem Ependym höchstens durch einen sehr feinen Faden zusammenhängt, in der Regel aber mit ihm gar keine Verbindung mehr hat. Der Zellkörper erscheint spindelförmig, in der Richtung der peripherischen Faser verlängert,

in der ersten Phase vollkommen glatt. Anfangs findet man solche Zellen nur in den inneren Teilen der grauen Substanz und sehr spärlich, aber schon an den nächstfolgenden Tagen (Fig. 28) erscheinen sie etwas zahlreicher und dringen schon bis an den Rand der grauen Substanz hinaus.

Die hier geschilderte Erscheinung schliesst das wichtigste bei der Frage nach der Entstehungsweise

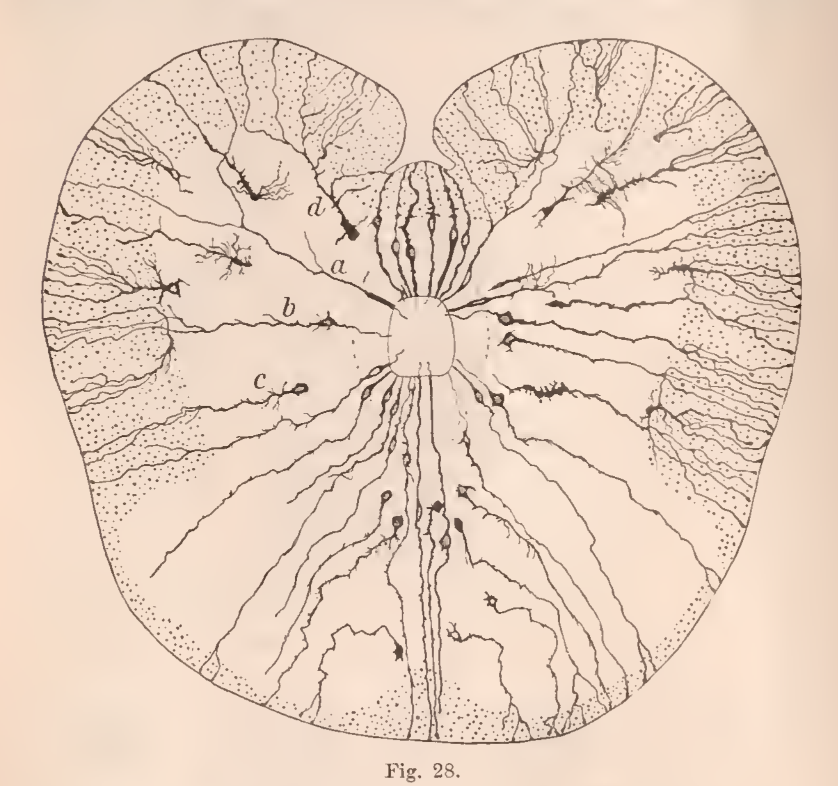


Fig. 28.

Entwickelung der Stützzellen im Rückenmarke des 10tägigen Hühnchens. a Ependymzelle, b herausgewanderte Ependymzelle, die mit dem Centralkanal noch durch einen feinen Faden zusammenhängt, c Vorläufer der späteren Spinnenzellen.

der Gliazellen in Betracht kommende Faktum in sich, sie bildet den Schlüssel für das Verständnis dieses Problems. Es ist nicht schwer, durch Vergleichung aller Übergangsformen den bestimmten Nachweis zu führen, dass diese Elemente aus einem Zustande hervorgegangen sind, da sie genau, wie die Ependymzellen, am Centralkanale lagen, ja sogar, wie diese, mit einem Härchen versehen waren; sie entwickeln sich aus diesem Zustande

in der Weise, dass ihr Zellkörper allmählich aus dem Epithelverbande in centrifugaler Richtung herauswandert. Der an den Centralkanal befestigte Teil des Zellkörpers verdünnt sich anfangs dabei, er erhält sich noch eine Zeit lang samt dem „Stäbchen" als äusserst zartes Fäserchen, schwindet aber bald, indem er offenbar an den Zellkörper herangezogen und zu seiner Vergrösserung aufgebraucht wird. Handelt es sich dabei um einen spontanen Bewegungsvorgang der Zelle oder um das Ergebnis eines durch den peripherischen Fortsatz ausgeübten Zuges? Wer könnte dies bestimmt entscheiden.

Die hier geschilderten Elemente sind die Vorläufer eines Teiles wenigstens der späteren Spinnenzellen, der Astrocyten (Astroblasten). Diese gehen also aus der gleichen Anlage wie die Nervenzellen hervor, nämlich aus den um den Centralkanal als Keimschichte aufgereihten Mitosen. Auch in der weiteren Entwickelung ist die Analogie mit Neuroblasten überraschend: wie bei jenen die Bildung des Nervenfortsatzes, so leitet sich hier schon im Momente der Entstehung die des peripherischen Ausläufers ein; wie jene, gelangen sie dann durch allmähliches Herausrücken vom Centralkanal her in äussere Gebiete des Markes, zuerst die graue, dann auch die weisse Substanz bevölkernd. Wahrscheinlich stellen die vielen Ependymzellen, die man bei Embryonen findet, nicht definitive Bildungen, sondern stets nur vorübergehende Entwickelungsstufen späterer Spinnenzellen dar, nur die letzte Ependymgeneration und die Ependymzellen an der Bodenplatte und der Deckplatte bleiben als Elemente des Ependyms auch im vollentwickelten Marke erhalten. Allem Anscheine nach spielt sich im Laufe der Embryonalentwickelung oder wenigstens in deren ersten Stadien ein kontinuierlicher Neubildungs- und Verschiebungsvorgang von Ependymzellen ab. Aus einem Teil der Mitosen in der innersten Markschichte entwickeln sich nicht Nervenzellen, sondern Elemente, die zur Peripherie des Rückenmarkes einen derben Fortsatz entsenden und in ihrem inneren Teil anfangs ganz den Habitus einer Epithelzelle darbieten. Dies ist das Ependymzellenstadium der Astrocyten. Darauf folgt dann die geschilderte Verkürzung des Faserteiles der Zelle, wodurch der Zellkörper nach aussen hin gezogen wird.

Wie gesagt, beginnt der Vorgang des Herauswanderns im Vorderhorn oder ist wenigstens hier zuerst nachweisbar. Sehr bald indes tauchen auch in den seitlichen Gebieten des Medullarrohres eben so wie auch im Hinterhorn ausgewanderte Ependym-

zellen auf. Noch beim 8tägigen Hühnchen (Fig. 27) beschränken sich diese Elemente auf die graue Substanz, aber schon am 10. Tage haben nicht nur viele davon den Rand der weissen erreicht, sondern man findet schon einige, die in diese letztere eingedrungen sind, doch ist deren Zahl noch sehr gering. Erst allmählich wandern sie mehr und mehr, durch zunehmende Verkürzung ihres peripherischen Fortsatzes, in die peripherischen Zonen des Rückenmarkes, in den um diese Zeit noch relativ schmalen Saum weisser Substanz hinaus. Es ist, als ob an der Grenze der grauen Substanz ein Hindernis für die hinausströmenden Astroblasten bestände, das sie erst nach einiger Anstrengung, nach einigem Verweilen an dieser Stelle zu überwinden im stande sind. Dem Gesagten entsprechen auch die Beobachtungen, die man an gewöhnlich gefärbten Serien junger Embryonen sowohl vom Vogel als von Säugern und vom Menschen machen kann. So findet man z. B. bei dem zweimonatlichen Embryo die graue Substanz dicht erfüllt von Kernen, die zu einem guten Teile den Kernen der herauswandernden Astroblasten entsprechen, während die weisse Substanz um diese Zeit noch fast ganz kernlos erscheint. Erst in späteren Stadien treten auch darin Gliakerne in die Erscheinung, durch Herausrücken solcher von der grauen Substanz her, in welch letzterer sich jetzt die Anordnung der Kerne mehr und mehr aufgelockert gestaltet. Schon Vignal hat diese Beobachtungen registriert und sie auch in dem hier dargelegten Sinne gedeutet; genauere Angaben finden sich hierüber in v. Kölliker's Gewebelehre (6. Aufl. 1893 p. 133).

Wahrscheinlich sind die zuerst entstehenden Astroblastengenerationen alle für die weisse Substanz bestimmt und nur die späteren bleiben in der grauen. Hiefür können wir einen sehr bestimmten Beweis in der in Fig. 24 reproduzierten Retzius'schen Zeichnung erblicken, die den Zustand der Stützzellen bei dem 3 cm langen Embryo vergegenwärtigt. Vergleichen wir sie mit unserer Tafel II, die einem späteren Stadium — 14 cm Länge — entnommen ist. Man erkennt, dass in der Retzius'schen Zeichnung bei den meisten Astroblasten der Fortsatz im Bereich der weissen Substanz verästelt ist, während an meiner Figur nur die der weissen Substanz angehörigen Elemente dieses Verhalten erkennen lassen. Allem Anscheine nach sind auch alle Ependymzellen, die diese Figur enthält, Vorläufer von Astrocyten der weissen Substanz, worauf die reichliche Teilung ihres Ausläufers hinweist. Höchst wahrscheinlich ist von

den späteren Glia-Elementen der grauen Substanz in dieser Periode noch nicht viel angelegt.

Während ihres Hinauswanderns stellt sich an den Stützzellen noch eine Erscheinung ein, die mit dem Vorgang der Dendritenbildung an den Neuroblasten die frappanteste Analogie aufweist: an dem anfangs glatten Zellkörper treten nämlich sehr frühzeitig kleine Spitzen, Ästchen in die Erscheinung, die ebenso wie die Dendriten, aus dem Zellprotoplasma in Form von Hervorragungen entstehen. Dies sind die „sekundären Ästchen“ der Astroblasten.

Die Fädchen erstrecken sich bei den meisten Zellen auch auf ein kürzeres oder längeres Stück des Fortsatzes.

Auf dem geschilderten Übergangsstadium verharrt das Stützsystem des Markes durch eine lange Periode hindurch; beide Abbildungen, Fig. 24 und Tafel II, obgleich weit auseinander liegenden Entwickelungsstufen des Embryos entnommen, stellen diesen Zustand dar. Gleichwohl ergiebt eine genauere Vergleichung der beiden Figuren nicht unwesentliche Unterschiede, vor allem die Thatsache, dass bei dem 3 cm langen Embryo die herausgewanderten Astroblasten noch spärlich sind und sich auf die graue Substanz beschränken, während sie bei dem 14 cm langen nicht nur an Zahl beträchtlich zugenommen haben, sondern auch eine mehr gleichmässige Verteilung über den Querschnitt des Rückenmarkes erkennen lassen.

Unterwerfen wir noch die Figur auf Tafel II (14 cm langer Embryo) einer etwas genaueren Analyse speziell mit Rücksicht auf die in der rechten Hälfte dargestellten Stützzellen:

Wir sehen den Querschnitt des Markes von einem dichten System kräftiger, radiärer Fasern säulenartig durchsetzt, die von inneren Teilen in einer bestimmten, durch die Ependymfasern vorgezeichneten Richtung nach der Oberfläche hin ausstrahlen und das Bild des Stützgerüstes vollkommen beherrschen. Sie gehen von den noch immer länglichen und noch immer erst mit ganz kurzen Ästchen versehenen Zellkörpern aus.

Das Verhalten ist etwas anderes in der grauen und in der weissen Substanz. In der grauen setzt sich jede Zelle überall nur in einen einzigen peripherischen Ausläufer fort, der sich erst in den äussersten Gebieten des Markes, nahe an dem Rand, in eine Anzahl — in der Regel 3—4 — divergierende Äste zerfasert, die alle die Pia mater erreichen, um an sie mit den schon von den Ependymfasern her bekannten kleinen Terminalklümpchen heran-

zutreten. Soweit er in seinem Lauf der grauen Substanz angehört, erscheint der Fortsatz im Gegensatz zu den glatten Ependymfasern überall mit zahlreichen minimalen Fäserchen und Anhängseln besetzt, während er im Bereich der weissen Substanz eher von glatter, gleichmässiger Beschaffenheit ist.

Höchst charakteristisch ist in diesem Stadium die Anordnung der Neurogliafaserung *im Gebiet der hinteren grauen Kommissur und zu beiden Seiten davon.* Bei der Unmöglichkeit, die etwas umständlichen Verhältnisse mit einigen Worten anschaulich zu schildern, möchte ich die Blicke des Lesers auf Tafel II lenken. Die Zellkörper erscheinen hier nicht, wie bei den übrigen Stützelementen, radiär zum Centralkanal orientiert, sondern stehen mitsamt dem Anfangsteil ihres peripherischen Ausläufers senkrecht oder schief zum Septum posterius. Die aus ihnen entspringenden Ausläufer reihen sich, anstatt einfach radiär zur Oberfläche zu laufen, in S-förmig geschwungenen Kurven aneinander, ungefähr parallel der Grenze zwischen Hinterstrang und grauer Substanz. Der quere Anfangsteil lenkt unter sanfter Biegung oder oft auch stärker accentuierter Knickung in den weiteren, sagittalen Abschnitt über, der mit schwacher, nach innen gewendeter Konvexität Hinterhorn und Hinterstrang durchsetzt, um *stets ungeteilt* die Oberfläche zu erreichen. Dabei ziehen die Fasern nicht genau parallel miteinander, sondern beschreiben, je mehr lateral gelegen, desto ausgeprägtere Kurven, wodurch ihre vorderen Abteilungen eine konvergierende, ihre hinteren eine divergierende Anordnung gewinnen. Die Stelle, wo sie am engsten zusammentreten, entspricht derjenigen Gegend des medialen Hinterhornabschnittes, die die „Einstrahlungsbündel" der hinteren Wurzel als Eintrittspforte in die graue Substanz benützen. Auch die weiter aussen im Hinterhorn befindlichen Stützzellen zeigen die Tendenz, sich mit dem Zellkörper und dem ersten Abschnitt des Fortsatzes quer zur Mittellinie zu richten und so einen Bogen zu bilden. Man darf sagen, dass während in den vorderen und mittleren Teilen des Querschnittes die Anordnung der Stützzellen vom Centralkanal als dem Mittelpunkt ihrer radiären Ausbreitung beherrscht wird, für die Lagerung der dahinter befindlichen Gliaelemente der massgebende Faktor im Septum post., d. h. in dem obliterierten Abschnitt des Centralkanales gegeben ist. Ich bemerke schliesslich, dass wir die erste Reproduktion der geschilderten Anordnung v. *Kölliker* verdanken. Die Fig. 28 seiner Rückenmarksarbeit (Rückenmark des Schafes) lässt sie ganz deutlich erkennen. Aus-

führlich habe ich sie zuerst in meiner Neurogliaarbeit[1]) beschrieben, Retzius hat unlängst meine Angaben bestätigt.

Diese Anordnung hängt, wie schon oben angedeutet, mit den Obliterationsverhältnissen des Centralkanales zusammen. Die merkwürdige Stellung der Zellkörper lässt sich daraus erklären, dass diese Zellen ursprünglich die Ependymzellen des dorsalen, obliterierenden Teiles des Centralkanales gebildet haben und bei ihrer Herauswanderung und Umgestaltung zu Stützzellen ihre ursprüngliche Orientierung eine Zeit lang noch beibehalten.

Die Astroblasten, die um diese Zeit in der Rolando'schen Substanz liegen, zeichnen sich durch eine sehr auffallende Besonderheit aus. Ich finde sie, ebenso wie schon früher Cajal bei der neugeborenen Katze, mit einem so reichen Buschwerk ausserordentlich zarter Fasern versehen, wie es sonst an keiner anderen Stelle des embryonalen Rückenmarkes vorkommt. Ja sogar die Fasern, die aus weiter vorne gelegenen Astroblasten der Hinterhörner entspringend, die Rolando'sche Substanz bloss zum Durchtritt benutzen, weisen — soweit sie der Substanz angehören — diesen dichten pelzigen Überzug auf.



Fig. 29.
Stützzellen aus der weissen Substanz des Rückenmarkes eines 30 cm langen Embryos.

Die vielen Spinnenzellen, aus denen sich bei dem Embryo die Neuroglia der weissen Substanz zusammensetzt, schliessen sich zum kleineren Teile an die der grauen Substanz eigentümliche Zellform an, der Mehrzahl nach aber besitzen sie ihren eigenen, sehr charakteristischen Habitus (Fig. 29).

1) M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der Neuroglia des menschlichen Rückenmarkes. Verhandl. d. anat. Gesellsch., V. Vers. München 1891, p. 193.

Ihr Hauptmerkmal besteht darin, dass sie statt eines einzigen, mehrere peripherische, bis an die Pia mater herantretende Fortsätze, oft ein ganzes Büschel solcher aufweisen. Der Verlauf dieser ist kein gerader, gestreckter, sie ziehen nicht einfach pinselförmig an den Rand, sondern weichen breit, armleuchterartig auseinander. Die grösste Anzahl solcher Ausläufer lassen die Gliazellen im Bereich des eingerollten, der vorderen Fissur zugekehrten Abschnittes der Vorderstränge erkennen. Hier zeigen also die Stützzellen schon frühzeitig ein Verhalten, das ihrem späteren Typus sehr nahekommt. Es herrscht übrigens eine grosse Mannigfaltigkeit der Formen; der Zellkörper erscheint um diese Zeit noch zumeist in die Länge gezogen, aber oft quergestellt, bogenförmig gekrümmt, gleichsam den Scheitel des durch die peripherische Verästelung gebildeten Bogens darstellend.

Das im Vorstehenden geschilderte radiäre Stützsystem bildet bei dem Menschen und den höheren Säugern im wesentlichen nur eine embryonale Erscheinung. Noch bei dem 18 cm langen Embryo finde ich diesen Typus ausgeprägt, aber von diesem Zeitpunkte an leitet sich mehr und mehr eine eingreifende Metamorphose ein; allmählich weicht der radiäre Typus der späteren Anordnung. Schon an Präparaten vom 23 cm langen Embryo zeigen die Stützzellen der grauen Substanz ein etwas anderes Gepräge. Die in der früheren Epoche so rudimentären kleinen sekundären Ästchen sind nun zu enormer Entwickelung gelangt, sowohl was ihre Zahl als auch was ihre Länge betrifft, die Zellen erscheinen nun mehr und mehr unter dem Bilde typischer Spinnenzellen, wenn auch noch nicht mit so komplizierter Verästelung, wie später. Nur da und dort gewahrt man noch in der grauen Substanz Zellen, die wie früher einem langen radiären Fortsatze zum Ausgangspunkte dienen, bei den meisten tritt dieser nun ganz zurück, und die allseitig vom Zellkörper ausstrahlenden sekundären Fädchen gewinnen die Oberhand, wobei der Zellkörper seine frühere längliche Form gegen eine gleichmässig sternförmige eintauscht. Allmählich werden die radiären Stützzellen durch die einen anderen Typus aufweisenden Spinnenzellen ersetzt, die nun in grosser Zahl die graue und teilweise auch die weisse Substanz bevölkern. Nur in der letzteren behalten viele, aber auch nicht alle Stützzellen ihren primitiven Habitus bis zu einem gewissen Grade bei, indem sie nach wie vor eine Anzahl von Ästen an die Peripherie des Rückenmarkes in radiärer Anordnung herantreten lassen.

Es fragt sich nun, wie sind diese neuen Zellen entstanden?

Ein grosser Teil der Spinnenzellen lässt sich ohne Frage zurückführen auf die embryonalen radiären Stützzellen. Man darf annehmen, dass die Radiärzellen sich zu Spinnenzellen in der Weise umgestalten, dass sich ihre schon in den ersten Phasen in Form von feinen Fädchen angelegten sekundären Äste nun stärker entwickeln, ihr früher so mächtiger peripherischer Fortsatz hingegen einer Art Atrophie unterliegt, wofür an manchen Präparaten in der That direkte Anhaltspunkte vorzuliegen scheinen. Jedenfalls ist dies der ursprüngliche, typische Bildungsvorgang der Spinnenzellen. Die Astrocyten, die sich nach dieser Art entwickeln, gehen also durch drei Entwickelungsstadien hindurch: zuerst durch das Stadium der Ependymzelle, dann vermöge der excentrischen Dislokation des Zellkörpers durch das des radiären Astroblasten, aus diesem Stadium geht erst schliesslich durch Atrophie des Ausläufers die Spinnenzelle hervor.

Gilt aber dieser Entwickelungsmodus ausnahmslos für alle Spinnenzellen? Teils durch direkte Beobachtungen, teils durch verschiedene Erwägungen bin ich zur Überzeugung gekommen, dass man wenigstens beim Menschen diese Entstehungsweise nicht für alle Astrocyten in Anspruch nehmen darf. Dazu ist nicht genug Kontinuität zwischen dem ersten, dem radiären Stadium, und dem zweiten, dem Spinnenzellenzustand vorhanden, man müsste einen allmählichen Übergang, überall Erscheinungen einer allmählichen Reduktion des peripherischen Fortsatzes, eine zunehmende Umbildung zu Spinnenzellen nachweisen können. Dem ist aber nicht so. Ziemlich unvermittelt tauchen, wenn der Embryo ungefähr 20 cm lang ist, die Spinnenzellen, schon in ihrer charakteristischen Form, zuerst wohl in der Substantia gelatinosa centralis, dann aber auch weiter aussen auf, und bei vielen fehlt jeder Hinweis darauf, dass sie sich aus den Radiärzellen entwickelt haben. Dann ist die Zahl der späteren Spinnenzellen im menschlichen Rückenmarke auch viel zu gross, als dass man sie alle auf frühere Radiärzellen, die eine viel beschränktere Zahl aufweisen, zurückführen könnte. Ich möchte daher die Ansicht aufstellen, dass bei vielen Spinnenzellen, namentlich denjenigen der grauen Substanz, jener umständliche Entwickelungsmodus caenogenetisch durch einen wesentlich abgekürzten, einen einfacheren ersetzt wird, indem sie nicht durch jenes radiär-faserige Stadium hindurchgehen, sondern — entweder in den inneren Lagen des Markes oder

auch weiter auswärts gleich an jener Stelle, wo sie später sitzen[1]) — aus Keimzellen als kleine, anfangs fortsatzlose, sich aber bald mit einem Rasen von allseitig auswachsenden Fortsätzen umgebende typische Astrocyten entstehen, bei denen jener starke peripherische, ohnedies dem Untergang geweihte Hauptfortsatz gar nicht mehr zur Entwickelung kommt. Diese Entstehungsweise würde mehr der Auffassung entsprechen, die sich frühere Forscher, wie Boll, Vignal, Gierke, und von den neueren Kölliker von der Bildungsweise der Spinnenzellen gebildet haben, welch letzterer diese Elemente auf „indifferente Zellen der Markanlage" zurückführt.

Auf alle Fälle aber, ob nun die Astrocyten so oder so entstehen, ein wesentlicher Unterschied zwischen ihnen besteht, wenn sie fertig sind, in ihrer äusseren Erscheinung nicht, und was die Hauptsache ist: alle haben dieselbe Herkunft. Denn beide Arten, die aus den Radiärzellen hervorgehenden wie die direkt entstehenden, sind ektodermale Elemente, beide sind Abkömmlinge von Bildungszellen, die von vornherein dem Marke selbst angehören und in der letzten Analyse auf Stammzellen zurückzuführen sind, die als Bestandteile der Medullarplatten dem äusseren Keimblatt entstammen. Man kann in dem direkten Bildungsmodus nur eine Abkürzung des indirekten erblicken.

In den letzten Monaten der intrauterinen Periode verändert sich der Habitus der Astrocyten nur mehr sehr wenig. Das Wesentlichste ist, dass sie gegenüber der Gesamtzunahme des Markes in ihrer Grössenentwickelung zurückbleiben, daher sie relativ immer kleiner und kleiner erscheinen. Wahrscheinlich nehmen sie noch bis in die letzten Phasen an Zahl zu, wofür man aber erst dann bestimmtere Anhaltspunkte gewinnen wird, wenn das Mark einmal in seinen letzten Entwickelungsstufen auf die Gegenwart von Mitosen gründlich untersucht sein wird. Das Breitenwachstum des Rückenmarkes lässt sich allerdings auch aus anderen Momenten, wie die Substanzzunahme der Nervenzellen und vor allem das Auftreten der Markscheiden erklären. — Eine zweite Erscheinung, die sich noch an den Astrocyten in den letzten Monaten nachweisen lässt, ist die allmählich reichere Entfaltung ihrer Fortsätze.

---

[1]) Um diese Alternative zu entscheiden, müsste das Rückenmark von höheren Säugern in den späteren Stadien seiner Entwickelung auf den eventuellen Gehalt an Mitosen und auf die Lagerung derselben untersucht werden, eine Arbeit, die noch aussteht.

Die Herkunft aus dem Ektoderm gilt also meiner Überzeugung nach ausnahmslos für alle Elemente des Stützsystems, für alle Astrocyten. Ich finde mich hierin im Widerspruch mit einer früheren, vielleicht auch heute schon nicht mehr festgehaltenen Angabe R. y Cajals, wonach zu der ektodermalen Anlage der Neuroglia in vorgeschritteneren Stadien der Entwickelung noch eine wenn auch geringe mesodermale Zuthat hinzutrete in Form von Gliazellen, die von etwas abweichendem Typus und vielleicht von bindegewebiger Natur seien, sei es dass sie ausgewanderten Leukocyten, sei es dass sie aus den Blutgefässen abgelösten Endothelzellen entsprächen. Ich habe für eine solche Auffassung auch nicht die geringsten Anhaltspunkte gewonnen. Da alle Langstrahler im wesentlichen von gleichartiger Beschaffenheit sind, und für einen Teil davon die Entstehung aus den ektodermalen Ependymzellen Schritt für Schritt zu verfolgen ist, so ist kein Grund anzunehmen, dass die anderen von so prinzipiell verschiedener Natur seien. Man könnte dabei höchstens noch an die in ihrem Habitus allerdings etwas abweichenden Kurzstrahler denken, indessen sprechen einerseits die nicht gerade seltenen, auch von Kölliker betonten Übergangsformen zu den Langstrahlern gegen eine verschiedene Herkunft dieser Elemente, andererseits noch überzeugender aber der Umstand, dass es mir in mehreren Fällen gelang, in frühen Phasen die Andeutung eines peripherischen Fortsatzes an Zellen dieser Art nachzuweisen (Fig. 30), worin man ein entscheidendes Merkmal für ihre ektodermale Entstehung erblicken kann.



Fig. 30.
Kurzstrahler mit noch vorbandenem peripherischen Ausläufer, aus dem Rückenmarke eines 30 cm langen Embryos.

Wenn nun auch alle Stützzellen als Bildungen des Ektoderms, als ureigene Elemente des Medullarrohres zugegeben werden, so bleibt immer noch die Frage zu diskutieren, ob nicht in einer anderen Form wahres Bindegewebe — abgesehen von den Blutgefässen — in den Aufbau des Rückenmarkes eintritt. Es ist hier namentlich an die vielen Angaben von den von der Peripherie her eindringenden Pialfortsätzen zu erinnern.

Schon im vorhergehenden wurde mehrmals der Überzeugung Ausdruck gegeben, dass diese Darstellungen alle auf Täuschung

beruhen. Die „Pialsepta“ sind nichts anderes als zu gröberen Bündeln zusammengefasste Komplexe von Spinnenzellen und ihren Fortsätzen; das Peridym, d. h. die oberflächliche Randschichte des Markes besteht nicht aus Pialgewebe, sondern aus einem Gewirr von tangentialen Spinnenzellen. Die scharfe Abgrenzung dieses Peridyms von der Pia mater kommt bei keiner Behandlungsweise schöner zur Ansicht als bei der von Schaffer eingeführten Methode, die in einer nach besonderen Vorschriften vorgenommenen Doppelfärbung in Hämatoxylin und Eosin besteht. Alles, was zu der „Neuroglia“ gehört, also auch das Peridym, nimmt an solchen Präparaten die prächtig rote Eosinfärbung an, während die bindegewebige Pia mater braun erscheint, von dem Peridym überall scharf getrennt. Auch die Blutgefässe grenzen sich samt ihrer Adventitia von der medullaren Randschichte durch die gleiche Tinktionsdifferenz sehr bestimmt ab. Ist ein Blutgefäss auf dem Schnitt gerade tangential getroffen, so dass nur die Adventitia, nicht aber das Lumen auf dem Präparate erscheint, so kann es den Anschein haben, als läge eine „Pialeinsenkung“ vor. Serienschnitte, wie sie Schaffer untersucht hat, klären hier den Irrtum auf. Aber Schaffer behauptet, in sehr seltenen Fällen doch einige ganz kleine in die Rückenmarkssubstanz einbiegende Bindegewebszüge wahrgenommen zu haben, bei denen sich ein dazugehöriges Blutgefäss nicht nachweisen liess. Jedenfalls aber kann dieses Verhalten, wenn es wirklich zutrifft, als ein äusserst seltenes Vorkommnis ausser Acht gelassen werden und könnte etwa durch die Annahme seine Erklärung finden, dass es sich um die Reste der Adventitia von Blutgefässen handelt, die einer regressiven Veränderung anheimgefallen sind.

Ich habe, um in dieser in vieler Beziehung, namentlich für die Pathologie wichtigen Frage noch weitere Sicherheit zu erhalten, auch jene Modifikation der Chromsilbermethode nicht unversucht gelassen, durch die Oppel[1]) das feine Bindegewebsgerüst der Leber, der Milz und der Lymphdrüsen in so gelungener Weise darzustellen vermochte, habe aber auch damit vollkommen negative Resultate erhalten. Nirgends hat sich in der Rückenmarkssubstanz, ausser an den Blutgefässen, Bindegewebe gefärbt, und wenn dies auch nur ein negatives, den Einwand des technischen Misslingens der Färbung nicht ausschliessendes Ergebnis ist, so darf es doch auch wohl neben anderen Beweisen mit in die Wagschale fallen.

[1]) A. Oppel, Eine Methode zur Darstellung feinerer Strukturverhältnisse der Leber. Anat. Anz., Jahrg. V, 1890, p. 143.

Es wäre noch ein Wort zu sagen über die Adventitia der das Rückenmark durchspinnenden Blutgefässe. An den Kapillaren ist eine solche gar nicht vorhanden, aber auch an den stärkeren Stämmchen spielt sie eine sehr untergeordnete Rolle. Was aber das wichtigste ist: sie besitzt keinen Zusammenhang mit der eigentlichen Rückenmarkssubstanz, mit der „Neuroglia", diese schliesst sich gegen die Blutgefässe vollkommen ab.

Ich möchte also mit aller Entschiedenheit gleich v. Kölliker gegen jeden Versuch einer dualistischen Auffassung der Neuroglia Stellung nehmen. Wir dürfen meiner Überzeugung nach nicht mehr zögern, die Frage, ob im Rückenmark überhaupt Bindegewebe enthalten sei, auf Grund der Golgi'schen und anderer Bilder bestimmt zu verneinen, natürlich abgesehen von den das Mark durchziehenden Blutgefässen. Die früher so vielfach geäusserten Angaben vom Eindringen von Bindegewebsbalken von der Pia mater her beruhen, wie das schon Boll erkannt hatte, auf einer Verwechselung mit Gliafasern. Alle Fasergebilde in der Stützsubstanz des Markes stellen Fortsätze von Astrocyten dar; das Rückenmark erscheint uns als durch und durch ektodermales Organ, das auch seine inneren Stützvorrichtungen aus eigenen Mitteln zu bestreiten in der Lage ist und nur das zu seiner Ernährung dienende Kanalsystem, samt Inhalt natürlich, einer fremden Hilfe entlehnt.

Wenn sich in dieser Hinsicht ein begründetes Urteil abgeben lässt, so bereitet eine andere Frage ungleich mehr Schwierigkeiten: diejenige nämlich nach der Existenz oder Nichtexistenz jener „Grundsubstanz", die bald als körnige oder netzförmige, bald als homogene Masse in den Darstellungen aller früheren Forscher, namentlich in denen Boll's und Gierke's, eine so hervorragende Rolle spielt. Positive Angaben in dieser Richtung können wir kaum zugeben, enthüllen uns doch unsere neuen Methoden auch an Stellen, wo man früher nur eine strukturlose Masse sah, einen wunderbaren Reichtum an Fasergebilden und mahnen uns daher zum grössten Skepticismus in der Aufnahme solcher Angaben. Als Postulat kann die Hypothese einer Grundsubstanz wohl auch nicht gelten, denn angesichts des grossartigen, teils aus den Verästelungen der Nervenelemente, teils aus den Ausbreitungen der Astrocyten hervorgehenden Filzes, der uns an Golgi'schen Präparaten entgegentritt, könnte man sich schliesslich den Aufbau des Markes auch ohne den Notbehelf einer eigentlichen Verbindungsmasse, bloss aus der Verfilzung der Fasern, wie etwa einen Ballen

festverfilzter Haare, vorstellen, unter Herbeiziehung etwa einer die vielleicht vorhandenen minimalen Zwischenräume durchtränkenden serösen Flüssigkeit.

Werfen wir nach dieser gedrängten Schilderung noch einen Blick auf die Beschaffenheit der Stützzellen im Rückenmarke anderer Säuger und Vertebraten, soweit sie bisher untersucht sind. Drei wichtige Sätze lassen sich aus den auf diesem Gebiete gewonnenen Erfahrungen ableiten: 1. Dass das Stützsystem des Markes überall aus Zellen besteht, aus Ependymzellen und mehr oder weniger verzweigten Stützzellen (Gliazellen) und dass diese Elemente alle gleich den Nervenzellen ektodermaler Abkunft sind, im Rückenmarke selbst entstehen. 2. Dass die Anordnung der Stützzellen bei den verschiedenen Tieren zwar gewisse Differenzen erkennen lässt, solange man bei dem Vergleiche nur den Zustand des vollkommen entwickelten Markes bei höheren und niederen Wirbeltieren berücksichtigt, dass aber diese Unterschiede in sehr natürlicher Weise ihre Erklärung finden, sowie man zurückgeht auf die Entwickelungsvorgänge des Markes. Denn es ergiebt sich die hochinteressante Thatsache, dass der einfachere Typus, den das Stützsystem bei niederen Vertebraten aufweist, denselben Zuständen entspricht, die von den höheren und höchsten Formen als vorübergehende, embryonale Stadien durchlaufen werden. So schliesst also auch die Anordnung der Stützzellen im Marke überzeugende Beweise in sich einerseits für die Gemeinsamkeit der Organisation der Wirbeltiere, andererseits für den Satz, dass phylogenetische Entwickelungszustände in der individuellen Entwickelung höherer Formen vielfach ihre Wiederholung finden.

Hochinteressant ist das Verhalten des Stützsystems im Rückenmark des Amphioxus. Wie zuerst Nansen[1]) und Rohde[2]) nachgewiesen haben und wie ich es kürzlich mit der Golgi'schen Methode, wenn auch in fragmentarischer Weise, bestätigen konnte, wird das gesamte Stützgerüst durch die Ependymfasern, die sich radiär vom Centralkanal gegen die Oberfläche ausbreiten, dargestellt. Ich finde die Ependymfasern ziemlich derb und ungeteilt. Bei dem Mangel von eigentlichen Gliazellen sehen wir also bei Amphioxus den Zustand, der bei den Vertebraten die allerfrüheste Phase der Entwickelung darstellt, als dauernde Einrichtung realisiert. Auch v. Kölliker hat unlängst von den Stützzellen des Amphioxusrückenmarkes eine ähnliche Darstellung gegeben.

Im Cyklostomenrückenmark wurden die Stützzellen zuerst von Nansen, dann von Retzius[3]) mit der Golgi'schen Methode dargestellt, und zwar bezogen sich die Schilderungen und Abbildungen beider Forscher auf Myxine. In der I. Auflage dieses Werkes vermochte ich diesen Darstellungen ein Bild der Neuroglia aus dem Rückenmark des Neunauges (s. die beistehende Figur 31) beizufügen.

---

[1]) Fr. Nansen, Structur and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergen's Museums Aarsberetning for 1886 Bergen 1887, p. 160.

[2]) E. Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von Amphioxus lanceolatus. Schneider's Zoolog. Beitr., Bd. 2, H. 2, Breslau 1888.

[3]) G. Retzius, Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von Myxine glutinosa. Biolog. Untersuchungen, N. F. II, Stockholm 1891, p. 51.

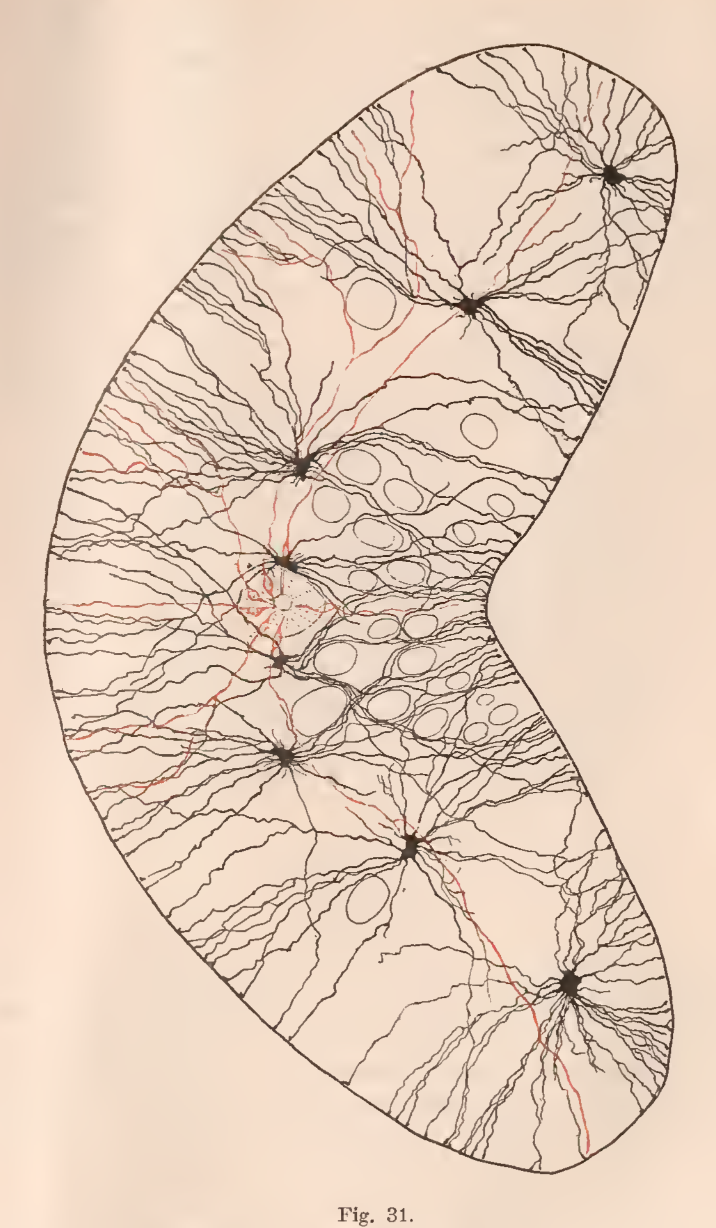


Fig. 31.

Rückenmark des Petromyzon mit imprägnierten Stützzellen. Ependymzellen rot, Astrocyten schwarz.

Die Ependymzelleu erscheinen glatt, zart und sind sehr spärlich; dagegen finden wir zahlreiche Astrocyten, die sich aber nicht gleichmässig über den ganzen Querschnitt verteilen, sondern sich mit ihrem Zellkörper hauptsächlich auf die einem Streifen ähnliche graue Substanz beschränken. Sie zeichnen sich durch enorme Verästelung ans. Jede Zelle lässt sowohl an die ventrale wie an die dorsale Fläche des Markes ein Buschwerk von Zweigen herantreten, die am seitlichsten gelegenen auch an die laterale Kante des Markes. Die meisten Äste erreichen die Peripherie und endigen da mit kleinen Knötchen. Die medialen Äste der zu beiden Seiten der Mittellinie befindlichen Zellen kreuzen sich vielfach vor und hinter dem Centralkanal. Diese Beschreibung wurde unläugst von Retzius[1]) konstatiert. Bei Myxine scheint nach Nansen und Retzius insofern ein kleiner Unterschied zu bestehen, als die

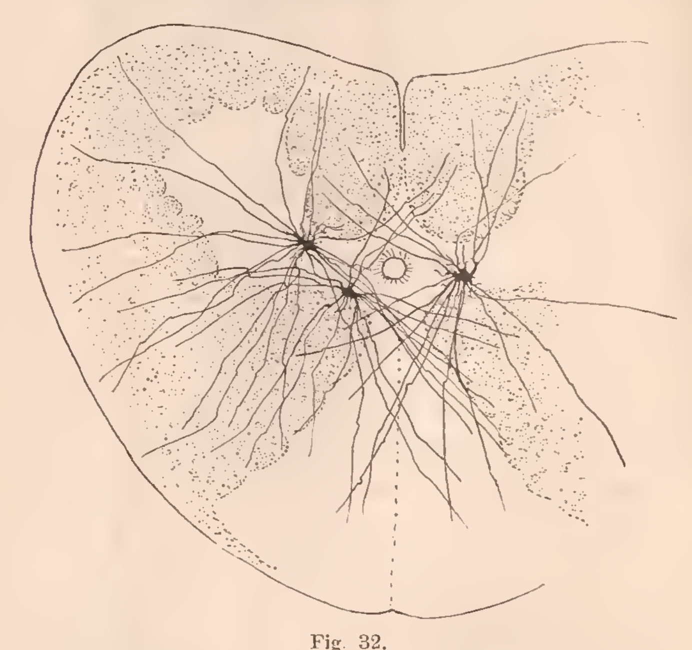


Fig. 32.
Stützzellen aus dem Rückenmarke eines 16 cm langen Acanthiasembryos.

Astrocyten ihre Äste zuweilen nicht nach den beiden Seiten des Markes, sondern nur nach der einen, sei es die dorsale oder die ventrale, hinstrahlen lassen; nur einigen kommt eine bilaterale Verästelnng, wie bei Petromyzon, zu.

Von Selacbiern ist mir die Darstellung der Glia mit der Golgi'schen Methode bei Acanthias, Scyllium[2]) und bei Raja[3]) gelungen. Die vorstehende Abbildung (Fig. 32) zeigt einige imprägnierte Astrocyten im Rückenmarke eines

[1]) G. Retzius, Studien über Ependym und Neuroglia. Biolog. Untersucbungen, N. F., V, 1893, p. 16.

[2]) M. v. Lenhossék, Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmarke von Pristiurusembryonen. Anat. Anz., Jahrg. VII, 1892, p. 536.

[3]) M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis des Rückenmarkes der Rochen. In: Beitr. z. Histolog. d. Nervensystems u. d. Sinnesorgane. Wiesbaden 1894, p. 60.

16 cm langen Acanthiasembryos. Sie zeigen mit dem Verhalten der analogen Elemente im Rückenmark von Petromyzon eine grosse Ähnlichkeit. Auch hier scheint die sehr merkwürdig geformte graue Substanz die Hauptträgerin der Zellkörper der Astrocyten zu sein, auch hier zeichnen sich diese Elemente durch ihre langen, starren, allseitig ausstrahlenden, sich vor und hinter dem Centralkanal schön regelmässig kreuzenden Äste aus, doch scheinen sie mir nicht ganz bis zur Oberfläche hinauszudringen, sondern schon in deren Nähe, schon unterhalb des hier sehr mächtig entwickelten oberflächlichen Dendritengeflechtes ihr Ende zu finden. Die Ependymzellen vermochte ich bei Acanthias nicht darzustellen, dagegen gelang mir ihre Imprägnation bei Raja, wo sie sich als zarte, ungeteilte, spärliche, bis zur Oberfläche hinausziehende Fasern ergaben. Die eigentlichen Gliazellen präsentierten sich bei Raja unter einer Form, die von der bei Acanthias und auch Scyllium verwirklichten gänzlich abwich und genau dem Verhalten dieser Zellen bei Amphibien entsprach: sie stellten sich genau wie die „Astroblasten" der Säuger und Vögel dar, als längliche, mit einem feinen Flaum versehene, sich nach aussen hin in einen einzigen derben peripherischen Ausläufer fortsetzende Zellen.

Über die Stützzellen im Rückenmarke der Knochenfische sind wir noch sehr wenig unterrichtet. Die einzigen hierhergehörigen auf der Golgischen Methode beruhenden Angaben finden sich in dem so wichtigen Neurogliaaufsatze von Retzius, (Biolog. Unters. V., p. 18), doch scheinen sich auch diese weniger auf das völlig entwickelte als vielmehr auf das noch in der Entwickelung begriffene Rückenmark zu beziehen. Merkwürdig plump und pelzig erscheinen die Ependymzellen, die spärlichen Gliazellen, die an den Retziusschen Bildern zu sehen sind, stellen auch keine eigentlichen Astrocyten dar, sondern nur etwas herausgerückte Ependymzellen. Sollten diese Bilder wirklich den fertigen Zustand des Teleostierrückenmarkes wiedergeben, was ich bezweifeln möchte, so hätte man es hier mit einem Typus zu thun, der tief unter dem bei den Selachiern, ja sogar den Cyclostomen realisierten stünde.

Die Neuroglia des Batrachierrückenmarkes wurde schon früher von Lawdowsky[1]) und dann unlängst von Cl. Sala, einem Schüler Cajals[2]) sowie auch von Retzius in genauester Weise beschrieben. Ich vermag die Schilderung Sala's, die sich auf das entwickelte Rückenmark bezieht, auf Grund eigener Präparate zu bestätigen. Auffallend ist vor allem die grobe und pelzige Beschaffenheit der Ependymfasern, sowie der Umstand, dass sie sich sehr stark verästeln. So verhalten sie sich bei jugendlichen Formen, es scheint aber, dass sich später an den seitlichen Ependymfasern ähnliche atrophische Erscheinungen einstellen, wie bei höheren Vertebraten. Die Stützzellen, die Sala und Retzius darstellen konnten, ebenso wie auch die, die ich an meinen Präparaten sehe, sind auch hier keine eigentlichen Spinnenzellen, sondern nur herausgerückte Ependymzellen. Der Zellkörper erscheint an ihnen sehr plump, sie sind nur mit spärlichen sekundären Ästen, dafür aber mit einem sehr kräftigen peripherischen Fortsatz ausgestattet, der — und darin liegt das Charakteristische für die Stützzellen des Amphibienrückenmarkes — schon innerhalb der grauen Substanz in einen reichlichen Pinsel derber Äste zerfällt, die die

[1]) M. Lawdowsky, Vom Aufbau des Rückenmarkes. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 38, 1891, p. 264.

[2]) Cl. Sala y Pons, Estructura de la Médula espinal de los Batracios. Barcelona 1892.

weisse Substanz radiär durchströmen, um aussen mit je einem kegelförmigen Knötchen zu endigen und die der weissen Substanz, sobald sich nur einige nebeneinander imprägniert haben, ein dichtstreifiges Aussehen verleihen. Ich möchte es aber mit v. Kölliker[1]) als wahrscheinlich bezeichnen, dass neben diesen Zellen auch richtige Astrocyten, wie sie Lawdowsky beschrieben hat, vorhanden sind, die nur an Sala's und an meinen Präparaten nicht zur Imprägnation gelangten. Man sieht nämlich, wie ich mit v. Kölliker finde, an Färbepräparaten entschieden Gliakerne in der weissen Substanz.

Bezüglich der Reptilien liegt eine genaue Schilderung aus der Feder R. y Cajal's[2]) vor. Obgleich fast ganz reife Tiere untersucht wurden, ergab sich doch ein merkwürdig embryonaler Zustand der Stützzellen im Rückenmarke. Die Ependymzellen scheinen hier keiner Atrophie unterworfen zu sein, sie entsenden ihren Fortsatz auch im entwickelten Zustande bis an die Pia mater hinaus. Auch fanden sich keine eigentlichen Astrocyten, sondern nur Zellen, die durch die Gegenwart eines bis zur Oberfläche ziehenden radiären Fortsatzes oder mehrerer solcher sich als hinausgewanderte Ependymzellen als Analoga der Astroblasten der Säuger kundgaben. Innerhalb der weissen Substanz zerfallen sowohl die Ependymfasern wie auch die radiären Fortsätze der Gliazellen in ein ganzes Büschel („penacho periferico") divergierender, zur Oberfläche hinströmender Äste.

Das Rückenmark der Vögel ist, soweit es sich um die Entwickelung der Stützzellen handelt, sehr genau und von vielen Seiten untersucht, was aber den fertigen Zustand der „Glia" betrifft, so besitzen wir darüber noch keine auf der Golgi'schen Methode basierende Darstellung und so lässt sich einstweilen nicht sagen, ob hier gegenüber dem Reptilienrückenmarke ein höherer Zustand verkörpert erscheint oder noch immer ein embryonaler Typus festgehalten ist. Speziell harrt noch die Frage der Erledigung, ob hier schon ähnliche, typische Spinnenzellen, wie bei Säugern, in die Erscheinung treten. An einigen Präparaten von 15 tägigen Hühnchen glaube ich richtige Astrocyten gesehen zu haben, doch sind die Bilder nicht ganz überzeugend.

In Betreff der Säugetiere kann ich mich auf den Hinweis beschränken, dass hier im wesentlichen die gleichen Verhältnisse vorliegen, wie sie oben beim Menschen geschildert wurden, und zwar sowohl was den Entwickelungsgang, wie auch was den fertigen Zustand betrifft. Dies zeigen mir wenigstens meine Präparate von Nagern, Carnivoren und dem Ochsen. Hervorzuheben ist nur, dass je kleiner das Tier, resp. das Rückenmark, desto robuster, aber auch desto spärlicher erscheinen die Spinnenzellen im Verhältnis zum Querschnitte, desto derber die von ihnen ausgehenden Fasern. Gleichwohl möchte ich den von Gierke speziell mit Rücksicht auf die Hirnrinde vertretenen Satz nicht unterschreiben, dass bei den Säugetieren die Glia auf Kosten der Nervenelemente im allgemeinen stärker entwickelt ist, als beim Menschen, denn was die Astrocyten an Grösse und Mächtigkeit der Ausstrahlung gewinnen, das büssen sie durch ihre geringere Zahl ein.

---

[1]) A. v. Kölliker, Handb. d. Gewebelehre, 6. Aufl., Bd. II, 1893, p. 189.

[2]) S. R. y Cajal. Pequeñas comunicaciones al conocimiento del sistema nervioso. La médula espinal de los reptiles. Barcelona 1891, p. 48.

Ich kann nicht umhin, zum Schlusse einige flüchtige Andeutungen beizufügen über die Rolle, die die Stützzellen in der Pathologie des Rückenmarkes spielen. Es giebt vielleicht keine Erkrankung des Rückenmarkes bei der die „Glia" nicht mitbetroffen ist. Nicht nur dass sie bei allen Rückenmarksaffektionen die Erscheinungen sekundärer, durch die Erkrankung der Nervenelemente bedingter Alterationen zeigt, sie kann auch primär den Ausgangspunkt pathologischer Vorgänge bilden. Stets handelt es sich bei diesen primären Formen um eine auffallende Vermehrung des Stützsystems. Äussert sich diese mehr in der Form ausgesprochener Geschwülste, die sich durch das Unbegrenzte ihres Wachstums als solche kennzeichnen, dann kommt das Gliom zu stande, hält sich diese Wucherung innerhalb gewisser Schranken, wobei gleichzeitig schon in früher Periode ein Zerfall des neugebildeten Stützgewebes eintreten kann („Syringomyelie"), so liegt jene Form vor, die Hoffmann[1]) neuerdings als Gliomatose und primäre Gliose von den eigentlichen Gliomen abgegrenzt hat.

Die Gliome bestehen, wie dies zuerst Golgi[2]) und Simon[3]) nachgewiesen haben, aus ähnlichen reichverzweigten Spinnenzellen, wie sie uns als Astrocyten des normalen Stützsystems entgegentreten und man kann daher diese Geschwülste auch als Astrome bezeichnen. Dass die normalen Astrocyten und die des Glioms eng zusammengehörige Zellenelemente sind, kann wohl bei der hohen Übereinstimmung ihrer Gestaltung keinem Zweifel unterliegen. Eine andere Frage ist aber, ob die Gliome auch wirklich aus den vorhandenen typischen Astrocyten, aus den vollentwickelten Spinnenzellen hervorgehen? Es ist schwer, sich darüber eine Vorstellung zu bilden, wieso so hoch differenzierte Elemente, wie die Astrocyten, an denen ja das unveränderte Protoplasma auf ein Minimum zusammengeschrumpft und der grösste Teil des Zellkörpers zu faserigen Bildungen umgewandelt erscheint, die Fähigkeit der Teilung auch später beibehalten sollten; was sollte bei diesem Vorgang mit den Fortsätzen geschehen? Die Histologie bietet meines Wissens kein Beispiel dafür, dass in so merkwürdiger Weise

[1]) J. Hoffmann, Zur Lehre von der Syringomyelie. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde, Bd. 3, 1893, p. 1.

[2]) C. Golgi, Sui gliomi del cervello. Rivista sperim. di Freniatria, 1872. S. Sammelwerk, p. 56, „Über die Gliome des Gehirns".

[3]) Th. Simon, Das Spinnenzellen- und Pinselzellengliom. Archiv für patholog. Anat. u. Physiol. 1874.

metamorphosierte Elemente sich noch weiterhin vermehren. Diese Erwägungen führen mich, freilich ohne jeden positiven histologischen Anhaltspunkt, dazu, die Hypothese anzuregen, ob nicht etwa neben den vollausgebildeten Spinnenzellen in den Centralorganen noch agenetische, zeitlebens auf dem ursprünglichen glatten Zustande verharrende Gliazellen, gewissermassen nicht ganz aufgebrauchte Reste aus der ersten Entwickelung, vorhanden sind und ob es nicht vielleicht diese Elemente sind, die durch irgend welche uns bisher noch unbekannte Reize in einen Zustand der Wucherung geraten und so zur Entstehung jener Gliome führen können? Diese Hypothese wird sich freilich ebenso schwer beweisen, wie widerlegen lassen, denn noch besitzen wir keine Methode, die ausnahmslos alle Stützzellen eines Schnittes mit all ihren Fortsätzen so sicher zur Ansicht zu bringen im stande wäre, dass man sich bestimmt darauf verlassen könnte, dass die fortsatzlos erscheinenden Stützzellen eines Schnittes auch in Wirklichkeit fortsatzlos sind.

Die hier aufgestellte Hypothese hat jedenfalls den Vorzug, dass sie sich auf die schönste Weise in Einklang bringen lässt mit jener von den meisten Pathologen vertretenen Lehre, die die erste Ursache aller Gliageschwülste in gewisse Entwickelungsstörungen verlegt, die Anlage dazu in Hemmungserscheinungen der ersten Bildungsvorgänge sucht. Die Hypothese würde demnach folgendermassen lauten: Greift an irgend einer Stelle des Rückenmarkes im Laufe der Entwickelung ein Hemmnis ein, so werden an jener Stelle die Stützzellen, die schon an Ort und Stelle liegen, nicht zu ihrer normalen Ausgestaltung gelangen können, sondern sie bleiben auf einer embryonalen, rudimentären Stufe stehen, womit aber dann auch die Fähigkeit einer späteren krankhaften, ins Unbegrenzte gehenden Vermehrung verbunden ist.

Wir wissen nach den Untersuchungen von Hoffmann (a. a. O.), Oppenheim[1]), Raymond[2]) u. a., dass der Lieblingssitz dieser primären Gliawucherungen die dorsale Partie des Rückenmarkes und vor allem die hintere Mittellinie ist, jenes Gebiet also, das beim jungen Embryo durch die dorsale Abteilung des spaltförmig sich nach hinten erstreckenden, später in jenem Abschnitte zum Verschluss gelangenden Centralkanales in Anspruch genommen wird. Diese Thatsache findet auf dem Boden der dargelegten Hypo-

---

[1]) H. Oppenheim, Über atypische Formen der Gliosis spinalis. Archiv f. Psychiatrie, Bd. XXV, 1893, p. 1.

[2]) Raymond, Contribution à l'étude des tumeurs nevrogliques de la moëlle épinière. Archives de Neurologie, Vol. XXVI, 1893, p. 97.

these leicht ihre Erklärung, denn da an dieser Stelle infolge der Obliteration des Centralkanales besonders komplizierte Vorgänge bei der Entwickelung der Stützzellen vor sich gehen, so muss hier auch leichter eine Störung des normalen Entwickelungsganges Platz greifen können.

Aber nicht alle Gliome sind auch richtige Astrome, d. h. nicht alle bestehen aus Spinnenzellen. Es giebt zellenreichere, weiche Formen, die sich aus kleinen fortsatzlosen Elementen aufbauen. Man hat derartige Formen oft als Gliosarkome bezeichnet, ein Terminus, gegen den wir von histogenetischem Standpunkte aus entschieden Stellung nehmen müssen. Denn da die gesamte „Glia", wie wir sahen, ein Produkt des Ektoderms ist, unter einem Sarkom aber stets eine bindegewebige Geschwulst verstanden wird, so kann ein „Sarkom" unmöglich zugleich ein Gliom sein. Nehmen dergleichen Geschwülste also von der Glia ihren Ausgang, was auch am wahrscheinlichsten ist, so bleiben sie Gliome, wie ihre Zellen auch beschaffen sein mögen; gehen sie aber hervor, was ja auch möglich ist, aus einem bindegewebigen Mutterboden, sei es die Adventitia der medullaren Blutgefässe, seien es die Hirnhäute, so haben wir es mit reinen Sarkomen zu thun. Es wäre ja allerdings denkbar, dass beides nebeneinander einhergehe, Geschwulstbildung aus der Glia und aus dem Bindegewebe, dass ein gegenseitiges Durchwachsen zweier Gewebsarten vorliege: solchen Mischgeschwülsten könnte allerdings unbedenklich der Namen Gliosarkom beigelegt werden. Indes ist eine solche kombinierte Form bisher histologisch nicht nachgewiesen und die bisherige Anwendung des Wortes Gliosarkom ist auch nicht in diesem Sinne gemeint. Höchst wahrscheinlich gehen auch die sogenannten Gliosarkome aus dem Boden der Glia hervor, nur werden die neugebildeten Elemente nicht zu Astrocyten, sondern bleiben teilweise oder alle, wie ihre Mutterzellen, fortsatzlose Keimzellen.

Es wird nun aber gewiss nicht in allen Fällen leicht sein, die hier geschilderten spontanen Gliawucherungen scharf abzugrenzen gegen jene Formen von Gliavermehrung, die nicht primäre Zustände, sondern Folge- und Begleiterscheinungen von Erkrankungen und Degenerationsvorgängen der nervösen Elemente des Markes darstellen. Es ist merkwürdig, wie ausserordentlich empfindlich und reaktionsfähig nach dieser Seite hin die Spinnenzellen sind[1]. Be-

[1]) Siehe hierüber den soeben erschienenen Aufsatz Nissl's: Mitteilungen über Karyokinese im centralen Nervensystem. Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, 1894, sowie auch: Über eine neue Untersuchungsmethode der Centralorgane,

steht wo immer im Rückenmarke eine Atrophie, ein degenerativer Ausfall von Nervensubstanz, sei es an Nervenzellen, sei es an Nervenfasern, so wird man progressive Veränderungen an den Stützzellen nie vermissen, wodurch jene regressiven Vorgänge gleichsam kompensiert werden. Diese progressiven Erscheinungen bestehen wohl nur zum geringeren Teile in einer eigentlichen Vermehrung der Gliaelemente [1]) (wobei wieder an die oben erwähnten rudimentär verbliebenen Stützzellen zu denken wäre), die Hauptrolle spielt dabei wohl die Zunahme des Zellkörpers an Volumen und vor allem die Verdickung der Gliafasern, d. h. der Fortsätze der Astrocyten. Sie erscheinen nun derber, kräftiger sei es durch eine Art hydropischer Quellung, sei es durch eine wirkliche Assimilation neuer Stoffe und treten dann an den Schnitten bei mikroskopischer Betrachtung auch bei mangelhaften Färbungen stärker hervor. Ihr Komplex setzt sich als eine verdichtete, dunkle, sklerosierte Partie vom übrigen Querschnitte ab. Ich vermute, dass in vielen Fällen, wo eine primäre Gliawucherung angenommen wurde, nur eine sekundäre, durch den Zerfall von Nervensubstanz veranlasste kompensatorische Spinnenzellenverdickung im Spiele war. Merkwürdig ist dabei, dass sich dieser Vorgang an den Astrocyten bei einer lokalen Erkrankung der Nervenelemente nicht auf die betreffende Stelle beschränkt, sondern im weiteren Umfange diffus auch in das gesunde Nervengewebe hinausgreift; es scheint als ob der die

---

speziell zur Feststellung der Lokalisation der Nervenzellen. Centralblatt f. Nervenheilkunde und Psychiatrie, Bd. XVII, 1894, p. 337.

[1]) Dass bei pathologischen Prozessen doch auch richtige Teilungen der Stützzellen vorkommen, und dass sie auf karyokinetischem Wege vor sich gehen, hat unlängst Nissl in dem oben citierten Aufsatz in der Hirnrinde von Paralytikern, Dementen und Alkoholisten nachgewieseu. Merkwürdig ist dabei, dass sich die in Betracht kommenden Mitosen mit den gewöhnlichen Methoden schwer nachweisen lassen, dass man zu ihrer Darstellung eines besonderen, von Weigert angegebenen Verfahrens bedarf. Dieses besteht in Folgendem: Härtung in Alkohol, Einbettung in Celloidin oder Aufkleben ohne Einbettung in Celloidin mit Gummi. Die Schnitte kommen vorerst auf eine halbe Stunde in Tinctura ferri acetici Rademacheri, dann nach Abspülung in Wasser in Weigert's Hämatoxylin (Hämatoxylin 1, Alkohol 10, Wasser 90), wo sie ½ Stunde bleibeu. Oberflächliche Abspülung, rasche Differenzierung in 1 HCl : 100 Alkohol 70%. Hierauf Wasser, Entwässerung, Aufhellung, Einschluss in Balsam. Vor Nissl haben allerdings schon Fürstner und Knoblauch (Über Faserschwund in der grauen Substanz und über Kernteilungsvorgänge im Rückenmarke unter pathologischen Verhältnissen. Arch. f. Psychiatrie, Bd. XXII, 1891, p. 135) gezeigt, dass nach künstlichen Verletzungen des Rückenmarkes die Gliazellen Erscheinungen mitotischer Vermehrung aufweisen.

Wucherung verursachende Reiz radiär von dem primären Erkrankungsherde ausginge. Am schönsten lassen sich diese progressiven Vorgänge des Stützgewebes an dem oberflächlichen Gliasaume des Rückenmarkes, dem Peridym nachweisen. Fast bei allen chronischen Erkrankungen des Rückenmarkes zeigt dieses Peridym eine mehr oder weniger auffallende Verdickung namentlich im Bereich der Seitenstränge, die soweit gehen kann, dass das Rückenmark wie von einem breiten, geschlossenen, aus verfilzten Astrocyten bestehenden Ring umgeben erscheint. Gewiss mehr als einmal ist diese Peridymverdickung als „Randdegeneration" aufgefasst worden. Die Veranlassung zur Verbreiterung der Gliarinde kann sowohl in degenerativen Vorgängen an den Nervenfasern der Stränge wie auch in atrophischen Zuständen der Nervenzellen der grauen Substanz gegeben sein. Ich hatte unlängst Gelegenheit, eine reichhaltige Sammlung pathologischer Rückenmarkspräparate auf diesen Punkt hin durchzuprüfen und habe die Peridymverdickung nur bei akuten Rückenmarksaffektionen wie Myelitis vermisst. Sehr schön ausgeprägt fand ich sie unter anderem in einem Falle, wo alle Stränge normal erschienen und nur in den Zellen der Vorderhörner sich eine offenbar chronisch entstandene Pigmentatrophie nachweisen liess. Bei allen Strangdegenerationen, bei der multiplen Sklerose, bei gliomatösen Herden scheint das Peridym progressive Veränderungen zu erfahren, so auch bei jener Form der Degeneration der Hinterstränge, die das anatomische Substrat der Tabes darstellt und ich glaube, dass die „peripherische Sklerose", die öfters als Kombinationserscheinung bei Tabes beschrieben und abgebildet wurde, (s. z. B. die in der Pathologischen Anatomie E. Ziegler's, 6. Auflage, II. Bd., Fig. 156, p. 289 reproduzierte Figur Westphal's), nichts anderes darstellt als eine durch die Erkrankung der Hinterstränge veranlasste kompensatorische Peridymzunahme.

VII. Die nervösen Elemente des Rückenmarkes.

1. Vordere Wurzeln.

Die motorischen Wurzeln bestehen vorwiegend aus starken Achsencylindern, die sich am frühzeitigsten von allen Fasergebilden des Markes mit Myelin umhüllen (Flechsig). Sie weisen äusserst einfache Ursprungsverhältnisse auf, indem sie alle aus den grossen motorischen Vorderhornzellen derselben Seite entspringen. In manchen früheren Darstellungen, ja auch in einigen neueren, finden wir einen Teil der Vorderwurzelfasern mit Bestimmtheit oder nur vermutungsweise aus dem Vorderhorn der anderen Seite durch Vermittlung der vorderen Kommissur abgeleitet. Ein solcher gekreuzter Ursprung besteht bei keinem Wirbeltier; dies ist eine physiologisch ausserordentlich wichtige Thatsache[1]). Mit voller Bestimmtheit darf man auch sagen, dass die vorderen Wurzeln aus den Clarke'schen Säulen, wie das Gaskell angenommen hat, gewiss keine Faser beziehen, weder zarte noch kräftige, ebensowenig wie aus den Hinterhörnern. (Gerlach.)

Die motorischen Vorderhornzellen, wovon einige auf Taf. III und in den Fig. 2, 33 und 34 wiedergegeben sind, zeichnen sich vor allen anderen Zellen des Markes durch Grösse des Zellkörpers und durch Umfang und Reichtum der protoplasmatischen Verästelungen aus. In der Anordnung der Äste prägen sich gewisse Unterschiede aus, je nach der Tierspezies, den verschiedenen Seg-

---

[1]) Angesichts der äusserst klaren anatomischen Sachlage ist es vollkommen irrelevant, wenn aus gewissen Degenerationserscheinungen nach Durchschneidungen des Rückenmarkes eine partielle Kreuzung der Vorderwurzelfasern „erschlossen“ wird (vergl. z. B. Grünbaum, Journal of Physiology, Vol. XVI, 1894, p. 368). Die vorderen Wurzeln haben gewiss keinen gekreuzten Ursprung und es muss eben für jene Degenerationen eine andere Erklärung gesucht werden.

menten des Markes, ja namentlich beim Menschen auch nach der Lage der betreffenden Zelle innerhalb der Zellgruppe, doch kommt diesen Differenzen keine prinzipielle Bedeutung zu.

Um sich von der Form und der Verästelungsweise dieser Zellen im menschlichen Rückenmark eine richtige Vorstellung zu verschaffen, muss man sie unbedingt in dem Mark von Erwachsenen oder wenigstens von Kindern aus den ersten Lebensjahren untersuchen. Denn bei Embryonen und Föten. sogar bei solchen aus einer relativ vorgeschrittenen Periode. zeigen sie noch einen etwas anderen Habitus; namentlich fehlt ihnen noch in Bezug auf ihre Grösse jene enorme Präponderanz vor den anderweitigen Nervenzellen des Rückenmarkes, die sie später auszeichnet, und zweitens vermissen wir an ihnen noch ein Merkmal, das, wie ich finde, für sie später sehr charakteristisch ist, nämlich den auffallend steifen, gestreckten Verlauf ihrer Dendriten, ihre relativ glatte und regelmässige Beschaffenheit. Die Zeit der Geburt scheint für sie eine Periode der mächtigen Ausgestaltung zu sein und vielleicht ist es zutreffend, diese Erscheinung mit dem Eintritt ihrer stärkeren funktionellen Beanspruchung in Zusammenhang zu bringen.

Die typische Gestalt dieser Zellen ist die Sternform. Von der Peripherie des sehr plumpen Zellkörpers gehen mit kegelförmigem Ansatze ungefähr in gleichen Abständen eine Anzahl — 8, 10 und mehr — derber protoplasmatischer Stämme aus, und zwar in regelmässig radiärer Anordnung, wie die Speichen eines Rades. Diese Stämmchen haben ein recht steifes Aussehen und sind von glatten Konturen begrenzt. Sie sind alle bis zu einer bestimmten Entfernung von der Zelle ungeteilt. In ungefähr gleicher Distanz tritt dann an allen eine gabelförmige Teilung ein, wobei die Äste viel dünner sind als ihr Stämmchen. Die Äste gehen schwach spitzwinklig auseinander, setzen in der Hauptsache die Richtung des Stammes fort und weisen dabei gleichfalls einen recht gradlinigen Verlauf auf. Die Teilung wiederholt sich noch einigemale, wobei die Äste immer zarter werden; schliesslich laufen sie in weiter Entfernung von der Zelle mit ganz feinen Endspitzen aus.

Etwas anders präsentieren sich die motorischen Zellen bei Embryonen und Föten. Die Äste lassen hier, wie man auf Fig. 2 sieht, wellige Biegungen und Varikositäten in Hülle und Fülle erkennen, wodurch sich das Bild dieser Zellen unregelmässiger gestaltet als in einer späteren Phase.

Dieser Schilderung wurde das Verhalten der Majorität der Zellen zu Grunde gelegt. Aber nicht alle weisen diese gleichmässige sternförmige Gestalt auf. nicht bei allen begegnen wir einer gleichmässigen Anordnung der Äste. Es scheint in dieser Beziehung viel darauf anzukommen, welche Lage die Zelle innerhalb der Zellgruppe, der sie angehört, einnimmt. Das Bestreben, sich möglichst mit der ganzen Verästelung innerhalb der Schranken der Zellgruppe zu halten, verleiht namentlich den Zellen, die in den peripherischen Teilen der Gruppe liegen, oft mehr eine längliche, manchmal geradezu ausgestreckte Gestalt, sowie eine andere Verästelungsweise, indem sich die Dendriten nicht allseitig von dem Umfange des Zellkörpers ablösen, sondern nur von der Seite, die dem Centrum der Gruppe zugewendet ist, sowie von den beiden Endspitzen. Oder aber es sind die Dendriten büschelförmig hauptsächlich nur an den beiden Polen der Zelle angebracht, wobei in der Regel das eine Büschel medianwärts und etwas nach vorn, das andere lateralwärts und etwas nach hinten gerichtet ist. Freilich kann man ab und zu derart gestaltete Elemente auch mitten in den Zellenhaufen finden.

Bei dem Menschen finden die meisten motorischen Zellen mit allen ihren Ästen innerhalb der grauen Substanz Platz und nur hie und da gewahrt man eine Anzahl protoplasmatischer Endspitzen, dem von Deiters (a. a. O. p. 131), Golgi, v. Kölliker, Cajal, Van Gehuchten u. A. beschriebenen Verhalten gemäss, in die weisse Substanz hineinragen, aber auch nie bis in deren äussere Schichten; die vordere Kommissur liegt von den motorischen Zellen viel zu weit weg, als dass sie von ihnen eine dichtere Einstrahlung von Dendriten empfangen könnte.

Nicht so bei den anderen Vertebraten; fast bei allen Wirbeltieren und namentlich bei niederen Formen besteht im allgemeinen das Verhalten, dass die Ursprungszellen der vorderen Wurzeln ihre protoplasmatischen Äste tief in den Markmantel hineindringen lassen. Dieser Unterschied hängt mit der fast gesetzmässig nachweisbaren Thatsache zusammen, dass diese Zellen im Verhältnis zum Querschnitt des Rückenmarkes, je mehr wir in der Reihe der Wirbeltiere herabsteigen, desto grösser, robuster werden. Darauf beruhen die Verschiedenheiten in den Beziehungen der Dendriten zur weissen Substanz. Schon bei den anderen Säugern, namentlich den kleineren Formen, sieht man die Dendriten in grosser Fülle in die weisse Substanz hineinströmen (Fig. 33) und mit einzelnen Endspitzen fast die Peripherie erreichen; ein starkes Bün-

del von Dendriten, von den motorischen Zellen ausgehend, durchsetzt die vordere Kommissur und bildet so die Dendritenkommissur Cajal's[1]). (Fig. 34.) In viel ausgedehnterem Massstabe tritt uns dieses Hineingreifen der Dendriten in den Markmantel bei Amphibien und Reptilien entgegen; hier bildet die weisse Substanz deren hauptsächlichstes Verästelungsgebiet. Der Umfang des Markes ist hier der Mächtigkeit der Ausstrahlung der Vorderwurzelzellen schon so wenig gewachsen, dass die protoplasmatischen Büschel, von den Zellen der grauen Substanz ausstrahlend, nicht nur die Oberfläche des Markes erreichen, sondern sich noch draussen unter der Pia mater mit ihren Endspitzen umkrümmen

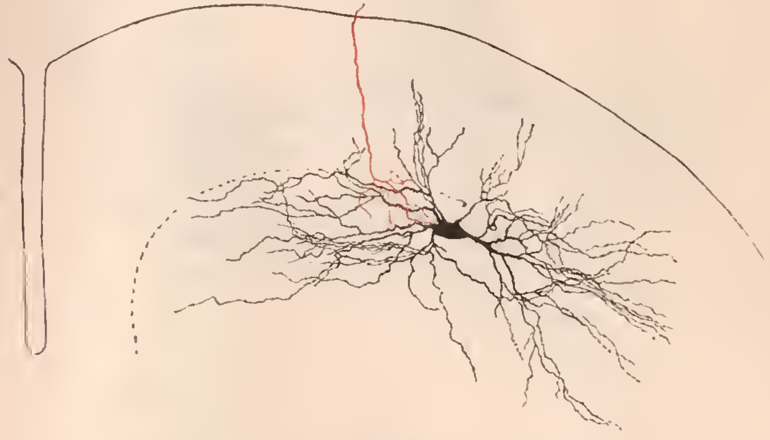


Fig. 33.

Motorische Zelle aus dem Vorderhorn des neugeborenen Hundes. Am Nervenfortsatz einige Seitenfibrillen.

und eine Strecke weit auf der Oberfläche tangential dahinziehen. Hierdurch entsteht, namentlich im Bereich des Seitenstranges auswärts von den Längsfasern der weissen Substanz, ein feines protoplasmatisches Gewirr, das sich auf dem Querschnitte als ein feiner Saum darstellt. R. y Cajal[2]) hat dieses Geflecht zuerst unter dem Namen „perimedullärer Plexus“ bei Lacerta, beschrieben; ungefähr zur gleichen Zeit wurde es von Law-

---

[1]) Siehe namentlich Fig. 1 der Cajal'schen Arbeit: Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. Barcelona 1890, sowie Fig. 2 Taf. I der Arbeit Van Gehuchten's: La structure des centres nerveux etc., Cellule, T. VII, 1891.

[2]) S. R. y Cajal, Pequeñas communicaciones etc. p. 46.

dowsky[1]) beim Frosche bildlich dargestellt, aber im Text unrichtig gedeutet. Ausführlich beschäftigten sich damit Cl. Sala[2]) und v. Kölliker[3]). Mir selbst[4]) ist es unlängst gelungen, das Randgeflecht in typischer Form bei dem Rochen nachzuweisen, und ich kann auf Grund noch nicht veröffentlichter Untersuchungen hinzufügen, dass es auch bei Acanthias in charakteristischer Weise entwickelt ist.



Fig. 34.

Motorische Vorderhornzelle und Kommissurenzelle aus dem Rückenmark des neugeborenen Hundes nach R. y Cajal. (Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal.)

Interessant, namentlich nach der physiologischen Seite hin, ist der Nachweis, den wir R. y Cajal und Cl. Sala verdanken, dass wo

1) M. Lawdowsky, Vom Aufbau des Rückenmarkes. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 38, 1891, p. 264.

2) Cl. Sala y Pons, Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona 1892, p. 13.

3) A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl., Bd. II, Leipzig 1893, p. 188 und 190.

4) M. v. Lenhossék, Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1894, p. 51.

ein solcher circummedullärer Dendritenplexus vorhanden ist, auch Kollateralen nicht fehlen, die teils von den Längsfasern der weissen Substanz, teils auch als Seitenfibrillen von den Axonen in der grauen Substanz befindlicher Nervenzellen entspringend, in das Geflecht von innen her eindringen, um darin in freie Endarborisationen zu zerfallen. Offenbar liegt hier eine funktionell nicht unwesentliche Einrichtung vor.

Noch in grösserem Massstabe erscheint die weisse Substanz durchflochten von den Dendriten bei den Cyklostomen, wie das die Darstellungen von Nansen[1]) und Retzius[2]) lehren, und wie



Fig. 35.

Aus dem Rückenmarke eines jungen Petromyzon, motorische Zelle. a streifenförmige graue Substanz (der Buchstabe ist etwas zu hoch gesetzt), b Nervenfortsatz der motorischen Zelle; dieser schlägt stets vor seinem Austritt aus dem Marke die Längsrichtung ein, daher an Querschnitten immer nur ein Fragment davon zur Ansicht kommt.

ich das an der beistehenden Zeichnung, Figur 35, die die Verästelung einer motorischen Zelle aus dem Petromyzonrückenmarke darstellt, demonstrieren kann. Nur die Zellkörper der Nervenzellen liegen hier in der schmalen, streifenförmigen grauen Substanz, ihre Dendriten breiten sich ausschliesslich in der weissen aus.

1) Fritjof Nansen, The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergens Museums Aarsberetning for 1885, Bergen 1886, p. 154.

2) G. Retzius, Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von Myxine glutinosa. Biolog. Unters., N. F., Bd. II, Stockholm 1891, p. 51. — Siehe auch Biolog. Unters., N. F, V, 1893, Tafel V.

Der Nervenfortsatz entspringt direkt vom Zellkörper, oder vielleicht ebenso häufig gleich in dessen Nähe von einem der protoplasmatischen Stämmchen und schwingt sich in medianwärts konvexem Bogen oder auch unter Bildung eines förmlichen Winkels an der Grenze des Vorderhorns durch den Vorderstrang hindurch in die vordere Wurzel hinaus, um als periphérische motorische Faser an die glatte und quergestreifte Muskulatur des Körpers mit freien Endbäumchen heranzutreten, zu den sympathischen Zellen Beziehungen einzugehen und vielleicht auch als sekretorische Faser an den Drüsenzellen zu endigen.

In einer Anzahl von Fällen entsendet der Nervenfortsatz in der Nähe seines Ursprungs spärliche Seitenzweigchen: motorische Kollateralen, die natürlich ein grosses physiologisches Interesse beanspruchen. Golgi[1]), ihr Entdecker, hatte sie als regelmässigen Befund gekennzeichnet, während sie R. y Cajal[2]) bisher nur in wenigen Fällen aufzufinden vermochte und auch v. Kölliker[3]) und Van Gehuchten[4]) sie als unbeständig hinstellen.

Meine eigenen Erfahrungen ergeben in dieser Beziehung folgendes Resultat. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien vermisse ich sie vollkommen, und da sie hier auch von anderer Seite bisher nicht beschrieben sind, glaube ich mich zu dem Ausspruch berechtigt, dass sie bei diesen Tieren vollkommen fehlen. Bei Vögeln scheint mir ihr typisches Vorkommen auch sehr fraglich, indem ich sie nur ein einziges Mal bei einem 12tägigen Hühnchen wahrzunehmen vermochte. Bei Säugern hingegen und auch dem Menschen möchte ich sie aber auf Grund meiner Beobachtungen fast als eine konstante Erscheinung hinstellen, ja ich vermute, dass auch da, wo sie zu fehlen scheinen, eine mangelhafte Reaktion im Spiele ist. Ich schliesse mich also in dieser Beziehung an Golgi an. Meine Erfahrungen beziehen sich auf das Rückenmark des Hundes, der Katze, des Menschen und des Kaninchens. Bei letzterem konnte ich sie vorher nicht nachweisen,

---

[1]) C. Golgi, Recherches sur l'histologie des Centres nerveux. Archives italiennes de Biologie, T. III u. IV, 1883.

[2]) S. R. y Cajal, Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los Mamiferos. Barcelona 1890, p. 4.

[3]) A. v. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Zweiter Beitrag: Das Rückenmark. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 51, 1890, p. 27. — Derselbe: Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., 1893, p. 89.

[4]) A. Van Gehuchten, La Structure des centres nerveux. La moëlle épinière, La Cellule, T. VI. 1891. p. 86.

doch gelang es mir neuerdings Präparate zu erhalten, in denen sie in vortrefflicher Weise zur Ansicht gelangen, sowohl an den eigentlichen motorischen Vorderhornzellen, wie auch an den auffallend dicken Wurzelfasern des N. accessorius; es ergab sich, dass sie hier gerade sehr mächtig entwickelt sind.

Sie scheinen sowohl in ihrer Stärke als auch in ihrer Anordnung bei den einzelnen Spezies Verschiedenheiten aufzuweisen. Im menschlichen Rückenmark sind sie, wie ich sehe, schwach entwickelt. Es handelt sich hier in der Regel um spärliche (1—2 höchstens 4) und stets sehr unscheinbare Ästchen, die näher oder auch etwas entfernter vom Zellkörper, aber stets noch innerhalb der grauen Substanz mit einer kleinen Verdickung sich vom Nervenfortsatz abzweigen und sich zwischen den motorischen Zellen oft rückläufig wiederholt verästeln und schliesslich mit freien Spitzen auslaufen. Das stärkste Zweigchen, auf das ich gestossen bin, habe ich in Fig. 36 aus dem Rückenmark eines 18 cm langen menschlichen Embryos wiedergegeben. Ähnlich liegt die Sache im Rückenmark des Hundes und der Katze. Anders präsentieren sich diese Ästchen aber beim Kaninchen und, wie es scheint, auch bei anderen Nagern. Sie zeigen hier, wie ich mich namentlich am Kaninchenrückenmark überzeugen konnte, eine überraschend kräftige Entwickelung, namentlich an den Accessoriusfasern (Fig. 37). Dies äussert sich nicht nur in ihrer Stärke, sondern auch in ihrer etwas reichlicheren und ausgebreiteteren Aufzweigung. Ihre Zahl scheint auch hier freilich nicht grösser zu sein als im Rückenmark der höheren Säuger.



Fig. 36.

Golgi'sche Seitenfibrillen am Nervenfortsatz einer motorischen Vorderhornzelle, aus dem Rückenmarke eines 18 cm langen Embryos. Der Pfeil deutet die cellifugale Verlaufsrichtung des Fortsatzes an.

Was mir aber an ihnen bei dem Kaninchen am meisten auf-

fiel, das war ihre Anordnung an den motorischen Vorderwurzelfasern. Die motorischen Zellen nehmen bei diesem Tiere fast die ganze ventrale Hälfte der grauen Substanz in Anspruch und liegen darin gleichmässig verteilt. Aus den Zellen laufen die Fasern alle nach vorn nach einer bestimmten Stelle am vorderen Rande des Vorderhorns, wo sie in die weisse Substanz eintreten, um sie zu durchsetzen und aus dem Rückenmark hervorzudringen. Manche Fasern haben dabei von ihrer Zelle bis zur weissen Substanz einen relativ langen Weg zurückzulegen. Man findet nun, dass auf dieser Strecke nur relativ spärliche Fäserchen an den motorischen Axonen entspringen. Fast alle Seitenfibrillen nehmen ihren Ursprung vielmehr weiter vorn in der Nähe der Stelle, wo die Faser die Grenze zwischen grauer und weisser Substanz passiert, manche sogar noch weiter vorne, schon im Bereich der weissen Substanz, in welchem Falle sie dann eine Strecke rückläufig gehen müssen, um wieder in die graue Substanz einzutreten. Aber dies ist nicht alles. Die Ästchen dringen nicht sehr tief in den motorischen Kern hinein, sie durchspinnen ihn nicht gleichmässig bis zu seinen hintersten Zellenelementen, wie man es voraussetzen sollte, sondern breiten sich hauptsächlich in seinen vorderen peripherischsten Zonen, zwischen den oberflächlichsten Zellen der Gruppe, vorwiegend im queren oder schiefen Verlaufe, rechts und links von dem Wurzelbündel aus. Die Folge davon ist, dass, wenn sich an einem Präparat, an dem die Wurzel gerade getroffen war, diese motorischen Seitenfibrillen in befriedigender Weise imprägniert haben, in der vordersten Zone des Vorderhorns namentlich in der Umgebung des aus dem Vorder-



Fig. 37.
Stark verästelter Nebenzweig an einer Accessoriusfaser im Rückenmarke eines vorgeschrittenen Kaninchenfötus.

horn austretenden Wurzelbündels ein dichter, feiner Plexus in Erscheinung tritt, der sich nach hinten hin nicht sehr tief in die graue Substanz hinein erstreckt, sondern sich mehr in der Querrichtung ausbreitet. Vielleicht kann die beistehende Figur (Fig. 38), die nach einem derartigen Präparat entworfen ist, eine Vorstellung von diesem Geflechte vermitteln. Das Geflecht hat einen besonderen Habitus, nicht nur durch die bestimmte Verästelungsweise seiner Fibrillen, sondern namentlich auch infolge ihrer varikösen Beschaffenheit. Hierdurch unterscheidet es sich auch von

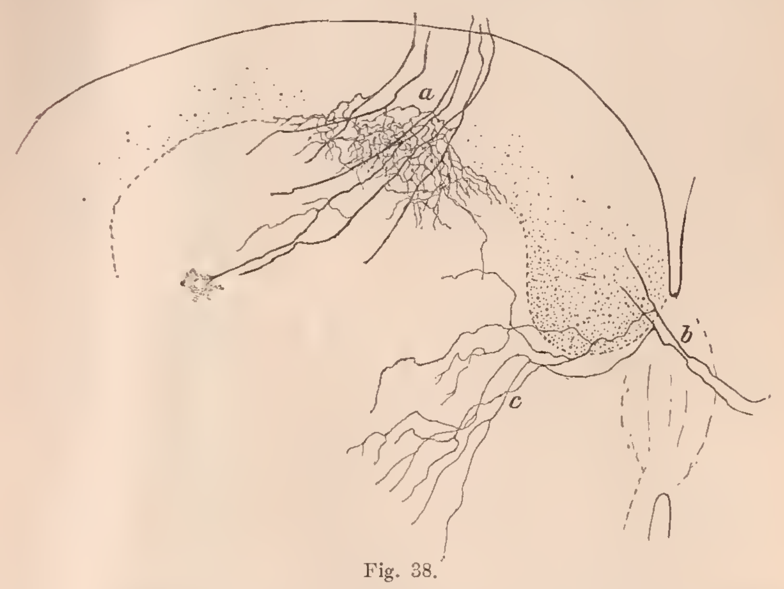


Fig. 38.

Aus dem Rückenmarke des neugeborenen Kaninchens. a feines Geflecht, das aus den Golgi'schen Seitenfibrillen der Vorderwurzelfasern an der vorderen Grenze des Vorderhorns entsteht. b Kommissurenfasern mit langen Seitenfibrillen.

dem Geflechte, das die aus der weissen Substanz in das Vorderhorn eindringenden durchgehends glatten Kollateralen des Vorderstranges in der grauen Substanz bilden.

Wozu dienen diese Seitenfibrillen? In der ersten Auflage dieses Buches hatte ich die Vermutung ausgesprochen, dass es sich hier gleichsam um auf den Anfangsteil des Fortsatzes vorgerückte Dendriten, um Cylindrodendriten im Sinne von Retzius handelt, und habe ihnen dem entsprechend dieselbe Funktion wie den gewöhnlichen Dendriten, nämlich die Zuleitung von Reizen zur Zelle zugeschrieben.

Es ist seitdem von hervorragendster Seite eine andere Ansicht vertreten worden, die von der Thatsache ausgehend, dass es sich hier um Derivate des ohne Frage cellulifugal leitenden Axons handelt, diesen Ästchen die Bestimmung beilegte, gewisse Einwirkungen der motorischen Zellen auf benachbarte Elemente zu vermitteln.

Ich habe mich einige Zeit der Beweiskraft dieses Einwandes nicht verschliessen können, doch lassen mich die soeben geschilderten Beobachtungen, die ich am Kaninchen gemacht habe, nämlich die merkwürdige Anordnung dieser Golgi'schen Seitenfibrillen an der Vorderseite des Vorderhorns, in Verbindung mit einem anderen, an den sensiblen Kollateralen der Maus konstatierten Befund, den ich an einer anderen Stelle zu besprechen haben werde, und des mir mit jenem Strukturverhältnis in funktioneller Korrespondenz zu stehen scheint, auf meine frühere Ansicht zurückkommen. Es soll diese Frage noch weiter unten zur Sprache kommen. Ich möchte hier also betonen, dass ich in diesen Ästen auch noch jetzt cellipetale Einrichtungen erblicken möchte.

Vollkommen unaufgeklärt ist noch die Bedeutung und der morphologische Charakter jener sporadischen Nervenzellen, die in mehreren Fällen im extramedullären Teil der vorderen Wurzeln konstatiert werden konnten (Schäfer 1881, Tanzi 1893[1]). In der Regel gehören sie mehr den distaleren Teilen der Wurzel an: schon dies sowie auch ihr ganzes Aussehen, namentlich der Besitz einer Bindegewebskapsel, weist auf einen peripherischen Zelltypus hin. Zwei Möglichkeiten bieten sich hier dar: entweder handelt es sich um Spinalganglienzellen, die sich irgendwie in die vordere Wurzel verirrt haben, oder aber um sympathische Elemente, um abgelöste Bestandteile des Grenzstrangganglions. Letztere Annahme scheint mir mehr für sich zu haben; für sie spricht auch Tanzi's Angabe, dass die fraglichen Zellen kleiner sind als die der Spinalganglien. Ein Eindringen von sympathischen Zellen in die vordere Wurzel wäre nicht so unbegreiflich, da zwischen den motorischen Wurzeln und den Grenzstrangganglien bestimmt Beziehungen vorhanden sind, und zwar nicht nur in der Weise, dass sich einzelne motorische Fasern im Ganglion frei verästeln, sondern auch umgekehrt insofern als nach Cajal's Befunden[2]) aus den Ganglien einzelne

[1]) Tanzi, Rivista sperimentale di freniatria. 1893, p. 373.

[2]) S. R. y Cajal, Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux. Traduit par L. Azoulay, Paris 1894, p. 138.

Fasern centripetal in die vordere Wurzel eintreten, um darin nach dem Rückenmarke hin zu ziehen. Es wäre nun denkbar, dass die Ursprungszellen dieser Fasern ab und zu mit in die Wurzel einbezogen werden.

2. Spinalganglien und hintere Wurzeln.

Die Darstellung der hinteren Wurzeln findet ihren natürlichen Ausgangspunkt in der Besprechung der Spinalganglien, jener kleinen, neben dem Rückenmark befindlichen Knötchen, aus deren Nervenzellen nach der schon dargelegten fundamentalen Entdeckung von His[1]) die hinteren Wurzeln als deren centrale, in das Rückenmark eindringende Fortsätze hervorgehen.

Mit Rücksicht auf diese ihre Bedeutung scheint es mir richtiger, die Spinalganglien nicht zu dem peripherischen Nervensystem, sondern zu dem centralen zu rechnen und das peripherische erst an ihrer distalen Grenze beginnen zu lassen. Eine solche Auffassung ist ja auch schon in der Art und Weise ihrer Entwickelung begründet. Wissen wir es doch, namentlich nach den Untersuchungen von His[2]), Balfour[3]) und Beard[4]), deren an Tieren gewonnene Ergebnisse vor drei Jahren von mir[5]) auch am menschlichen Embryo von 13 Somitenpaaren (14—16 Tage) bestätigt werden konnten, dass die Spinalganglien bei allen Vertebraten aus einem ungegliederten ektodermalen Zellenstreifen hervorgehen, der sich in der ersten Anlage ohne scharfe Grenze beiderseits an die Medullarplatte anschliesst. Dieser „Ganglienstrang" nimmt im Stadium der Medullarrinne gerade die vorspringende Firste der Medullarfalten in Anspruch, vereinigt sich bei der Medullarabschnürung vorübergehend mit dem der anderen Seite zu einem einheitlichen medianen Strange und wird als

[1]) W. His, Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Bd. XIII, 1886, p. 479. — Derselbe: Die Entwickelung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Übersichtliche Darstellung. Arch. f. Anat. und Phys., Anat. Abt., Jahrg. 1887, p. 373.

[2]) W. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Leipzig 1868, p. 78 etc. — Derselbe: Über die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv f. Anat. und Physiol., Anat. Abt., Jahrg. 1879, p. 455.

[3]) F. M. Balfour, On the development of Spinal Nerves in Elasmobranch fishes. Philosophical Transactions, 1876. p. 175.

[4]) G. Beard, The development of the Peripheral Nervous System of Vertebrates. Quart. Journ. of Microsc. Science 1889, Vol. 29, p. 153.

[5]) M. v. Lenhossék, Die Entwickelung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Jahrg. 1891, p. 1.

Schlussstück in das Medullarrohr aufgenommen, oder nimmt auch bei manchen Tieren (wie z. B. beim Axolotl) als selbständiger „Zwischenstrang" eine Weile zwischen Deckplatte des Medullarrohres und Ektoderm eine freie Lage ein. Dieser Zustand ist aber nicht von Dauer, denn bald lösen sich die Elemente dieses Stranges (die „Ganglioblasten") nach und nach in lockerem Schwarm aus dem Medullarrohr oder dem Zwischenstrange ab, um sich zu beiden Seiten des Medullarrohres zwischen diesem und den Somiten zu nunmehr segmental angeordneten Zellgruppen, den Ganglienanlagen anzuordnen. Daraus treten bald die mit überraschendem aktivem Wanderungsvermögen ausgestatteten Stammzellen des Sympathicus hervor (Balfour[1]), Onodi[2]), His); der sich mittlerweile durch reichliche Teilungsvorgänge zu einer ansehnlichen Anhäufung vermehrende Rest bildet die Spinalganglien.

Schon während des Vorganges ihres Herabgleitens am Medullarrohr nehmen die Ganglioblasten eine spindelförmige Gestalt an. Diese Form wird aber in der Folge noch ausgesprochener, indem sie, unten angelangt, sich noch mehr in die Länge strecken und ihre beiden zugespitzten Enden allmählich zu je einer Nervenfaser auswachsen lassen, wovon die centrale, wie das schon früher beschrieben wurde, als hintere Wurzelfaser in die dorsale Partie des Markes unter Bildung des „primären Hinterstranges" oder „ovalen Bündels" von His hineinwächst, die andere als periphcrische sensible Faser den Körper in manigfaltiger Weise durchzieht, um sich an den sensiblen Endbezirken zu verteilen. Die Entwickelung dieser Fasern gehört einer frühzeitigen Periode an; beim Hühnchen findet man schon am 3. Tage der Bebrütung eine Anzahl sensibler Elemente, sowohl centripetaler wie centrifugaler angelegt, und der schon von Kupffer[3]) (1847) aufgestellte, seitdem vielfach wiederholte Satz, dass die vorderen Wurzeln in ihrer Entwickelung den hinteren zeitlich vorausgehen sollen, ist dahin zu beschränken, dass die vorderen als kompakte Bündel allerdings vor den hinteren in die Erscheinung treten, welch letztere sich erst allmählich zu einem schon mit den gewöhnlichen Fär-

---

[1]) Fr. Balfour, The development of the Elasmobranch fishes. Journal of Anat. and Physiology. Vol. XI, 1877, p. 438.

[2]) A. D. Onodi, Über die Entwickelung des sympathischen Nervensystems. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 26, 1885, p. 61.

[3]) F. Bidder und C. Kupffer, Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes. Leipzig 1857, p. 107.

bungen nachweisbaren Strange vermehren, dass aber die ersten sensiblen Fasern wohl gleichzeitig mit den ersten motorischen auftauchen.

In der embryonalen Periode weisen die Nervenzellen der Spinalganglien bei allen Wirbeltieren die geschilderte spindelförmig-bipolare Beschaffenheit auf. So findet man sie bei den Embryonen sämtlicher Vertebraten incl. Mensch. Den ersten Nachweis dieser wichtigen Thatsache bezüglich des Menschen verdanken wir His. Es folgten dann Bestätigungen für die verschiedensten Wirbeltiere von Cajal[1]), E. Müller[2]), Retzius[3]), v. Lenhossék[4]) und Van Gehuchten[5]). Überall erscheinen die Zellen wie es die dem Hühnchen entnommene Figur 39 zeigt, einfach in den Verlauf der das Ganglion meridianartig durchsetzenden sensiblen Fasern eingeschaltet.



Fig. 39.
Spinalganglion eines 7 tägigen Hühnchens. a Ganglion auf dem Längsschnitt mit bipolaren Nervenzellen, b hintere Wurzel, c Rückenmark, d vordere Wurzel, e ventraler, f dorsaler Ast des Spinalnerven.

In der Klasse der Fische verharrt nun die Mehrzahl der fraglichen Zellen zeitlebens auf dieser bipolaren Stufe. Die vorherrschende Form ist hier, wie dies Robin[6]), R. Wagner[7]) und Bidder[8]) im Jahre 1847 gleichzeitig und unabhängig von einander

[1]) S. R. y Cajal, Sur l'origiue et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. Anat. Anz., Jahrg. V, 1890, p. 85.

[2]) E. Müller. Untersuchungen über deu Bau der Spinalganglien. Nord. med. Arkiv, Bd. XXIII, Nr. 26.

[3]) G. Retzius, Zur Kenntnis der Ependymzellen der Centralorgane. Verhandl. d. Biolog. Vereins in Stockholm. Bd. III., 1891, p. 103. Vgl. Fig. 1.

[4]) M. v. Lenhossék, Zur ersten Entstehung der Nervenzellen und der Nervenfasern bei dem Vogelembryo. Verhandl. d. Naturf. Gesellsch. in Basel. Bd. IX, 1890, p. 393.

[5]) A. Van Gehuchten, Contribution à l'étude des Ganglions cérébrospinaux. La Cellule, T. VIII, 1892, p. 211.

[6]) Ch. Robin, Procès-verbaux de la société philomatique de Paris, séance du 13. février 1847.

[7]) R. Wagner, Neue Untersuchungen über den Bau und die Endigung der Nerven und die Struktur der Ganglien. Suppl. zu d. Icones physiologicae. Leipzig 1847.

[8]) F. Bidder, Zur Lehre von dem Verhältnis der Ganglienkörper zu den Nervenfasern. Leipzig 1847.

erkannt hatten, die „oppositipole“ (dieses bezeichnende Wort stammt von Courvoisier, Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. IV, 1868, p. 125). Die beiden Fortsätze, von denen der centrale oft schwächer ist (Key und Retzius[1]) 1876 beim Neunauge) belegen sich in einiger Entfernung vom Zellkörper mit einer dicken Markscheide, die sich manchmal als zarter Überzug auch über die Zelle ausbreitet (Retzius) und darüber noch mit Schwann-scher und Henle'scher Scheide, den Fortsetzungen der die Zelle umhüllenden bindegewebigen Kapsel.

Allein schon bei Fischen hat man ausser dieser typischen bipolaren Form hin und wieder Zellen beobachten können, an denen sich gegenüber jenem ursprünglichen oppositipolen Verhalten eine Veränderung eingeleitet hat, indem die beiden Fortsätze offenbar durch einseitige Zunahme und Umlagerung des Zellprotoplasmas näher zu einander, auf dieselbe Seite des Zellkörpers gerückt erschienen, sodass die Zelle nun aus einer oppositipolen zu einer geminipolen wurde, ja sogar Formen, wo durch Steigerung dieses Vorganges die Ursprungsstelle der Fortsätze in einen Punkt zusammenfiel und die Zelle selbst sich von dieser Stelle durch eine stielartige Verjüngung gleichsam zurückgezogen hatte, so dass aus den bipolaren Zellen das Bild von Unipolarzellen mit einem einzigen, in einiger Entfernung von der Zelle T-förmig geteilten Fortsatze hervorgegangen war. Der erste Nachweis solcher Unipolarzellen und Übergangszellen wurde von Freud[2]) beim Neun-

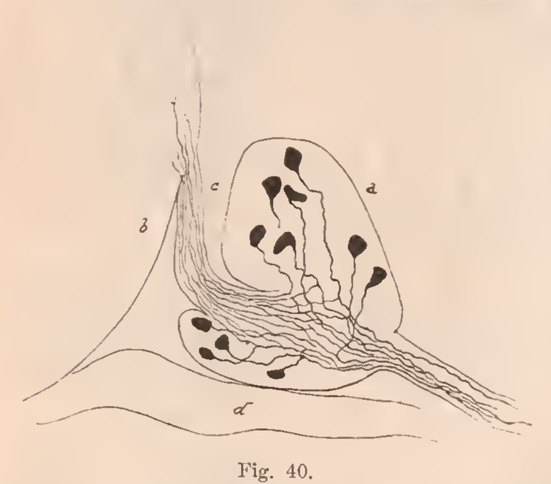


Fig. 40.

Spinalganglion der neugeborenen Maus mit Unipolarzellen und Ranvier'scher Teilung des Fortsatzes. a Spinalganglion, b Rückenmark, c hintere, d vordere Wurzel.

---

[1]) A. Key und G. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. II. Hälfte. Stockholm 1876, p. 43.

[2]) S. Freud, Über Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. Wiener akad. Sitzungsberichte, 1878, Bd. 78, Abt. 3, p. 81.

ange erbracht. Dann beschrieb Retzius[1]) solche bei Myxine; ich selbst[2]) fand sie bei dem Pristiurus-Embryo auf. In der ersten Auflage dieses Buches (p. 68) erwähnte ich, dass ich in jüngster Zeit „in den Ganglien der Hirnnerven von Knochenfischen gleichfalls zahlreiche derartige Formen auffinden konnte“. Kurze Zeit nach dem Erscheinen des Buches hat auch Retzius[3]) Unipolarzellen neben den typischen bipolaren in den Ganglien von Gobius und des Lachses nachweisen können, und schliesslich beschrieb kürzlich auch Van Gehuchten[4]) solche aus dem Ganglion Gasserii des 1—15 tägigen Lachses. Man darf also heute die Cerebrospinalganglienzellen der Fische nicht mehr als durchgehend bipolar bezeichnen.

Was in den Spinalganglien der Fische immerhin nur als sporadische Erscheinung auftritt, dieser Vorgang der „Unipolarisation“, wie ich ihn nennen möchte, vollzieht sich von den Amphibien herauf in den Ganglien der höheren Wirbeltiere mit der Gesetzmässigkeit eines Strukturprinzips an allen Zellen. Nach und nach werden alle Zellen von jener Umwandlung ergriffen. Der Vorgang gehört verhältnismässig späten Stadien an. Bei dem Hühnchen konnte ich seine ersten Anzeichen am neunten Tage beobachten. Es scheinen in dieser Beziehung Verschiedenheiten bei den einzelnen Tiergattungen zu herrschen. Merkwürdig früh stellt sich der Vorgang z. B. beim Schweineembryo ein: schon bei 2 cm Länge trifft man nicht nur alle Übergangsformen, sondern auch Unipolarzellen an. Bei einem viel kleineren Säuger, der Katze, sind noch im Stadium von 3 cm Länge alle Zellen bipolar, und bei dem noch kleineren Kaninchen treten uns die ersten Anfänge der Unipolarisation erst bei 4 cm Länge entgegen. Bei einem $1^1/_2$ cm langen, also schon ziemlich vorgeschrittenen Rattenembryo fand ich noch sämtliche Zellen bipolar. Die Umwandlung vollzieht sich bei keinem Tier gleichzeitig an allen Zellen des Ganglions, vielmehr vermag man an

1) G. Retzius, Über die Ganglienzellen der Cerebrospinalganglien und über subkutane Ganglienzellen bei Myxine glutinosa. Biol. Unters., Neue Folge I., Stockholm, p. 97.

2) M. v. Lenhossék, Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. Anat. Anz., Jahrg. VII, 1892, p. 519.

3) G. Retzius, Zur Kenntnis der Ganglienzellen der Spinalganglien. Biolog. Unters., Bd. IV, 1892, p. 52. — Derselbe: Die nervösen Elemente im Rückenmarke der Knochenfische. Biolog. Unters., Bd. V, 1893, p. 29.

4) A. Van Gehuchten, Contribution à l'étude du système nerveux des téléostéens, La Cellule, t. X, 1893, p. 255.

gelungenen Golgi-Präparaten aus der entsprechenden Periode, z. B. von dem 15tägigen Hühnchen, am Durchschnitte desselben Ganglions alle Etappen des Vorganges nebeneinander aufzufinden, wie das die in Fig. 41 wiedergegebene Zeichnung Cajal's erkennen lässt. Sämtliche Übergangsformen von den Zellen mit extremer Stellung der Fortsätze zu den Unipolarformen, alle Stadien also, die bei den Fischen als dauernde Formen festgehalten werden, treten uns an diesem Bilde als Übergangsstadien entgegen.

Auch von den Ganglien der Hirnnerven geht an denjenigen, die Spinalganglien entsprechen, die Unipolarisation vor sich, so an dem Ganglion Gasserii (Retzius[1]), Van Gehuchten[2])), Ganglion geniculi des Facialis (Retzius a. a. O., Lenhossék[3])), Ganglion jugulare und petrosum glossopharyngei und Ganglion jugulare und Plexus nodosus vagi) (Retzius, Van Gehuchten). Eine einzige Stelle ist uns bekannt, wo merkwürdigerweise der primitive bipolare Zustand dauernd erhalten bleibt. Es ist dies das Ganglion acustici. Sowohl das Ganglion spirale cochleae wie das Ganglion des N. vestibularis weist bei allen Vertebraten mit Einschluss des Menschen zeitlebens bipolare



Fig. 41.
Aus dem Spinalganglion eines 15 tägigen Hühnchens. Umwandlungsstadien der ursprünglich bipolaren Nervenzellen in unipolare. A hintere, B vordere Wurzel, C Spinalganglion, D dorsaler, E ventraler Ast des Spinalnerven, a bipolare Zellformen, b Übergangsformen, c Unipolarzellen mit Ranvier'scher Teilung. Nach R. y Cajal (Pequeñas contribuciones . . . . Estructura y conexiones de los ganglios simpáticos. Barcelona 1891, Fig. 3, p. 11).

[1]) G. Retzius, Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripheren Kopfganglien. Arch. f. Anat. und Physiologie. Anat. Abt., 1880, p. 369.

[2]) A. Van Gehuchten, Contributions etc. p 222.

[3]) M. v. Lenhossék, Das Ganglion geniculi nervi facialis und seine Verbindungen. In: Beiträge z. Histologie d. Nervensystems u. d. Sinnesorgane. 1894, p. 145.

und zwar zumeist regelrechte oppositipole Elemente auf. Nur manchmal traf ich namentlich in den seitlichen Teilen der Ganglien bei der Maus etwas unsymmetrisch gestaltete Exemplare an, wo der Zellkörper aus der Richtung der Fortsätze etwas seitlich abwich. Man darf also mit Retzius sagen, dass hier eine „niedere Form", d. h. eine Form, die in den andern Cerebrospinalganglien nur als Entwickelungsstufe von den Zellen durchlaufen wird, dauernd festgehalten erscheint. Eine kausale Erklärung dieser Sache steht noch aus. Immerhin möchte ich darauf hinweisen, dass kein anderes Spinalganglion im Organismus so nahe an den Ausbreitungsbezirk seiner peripherischen Äste herangerückt ist. Wir haben ja am Cochlearganglion in dieser Beziehung fast solche Verhältnisse, wie sie uns etwa bei den Sinneszellen von Arthropoden (vom Rath) entgegentreten.

Es fragt sich nun, in welcher Weise die Umwandlung der bipolaren Zellen zu unipolaren histologisch vor sich geht, und was die kausalen Momente dieses Vorganges sind. Was das erste betrifft, so habe ich in der ersten Auflage (p. 68) eine Darstellung davon gegeben, die ich heute nicht mehr festhalten kann. Ich hatte mir den Vorgang so zurecht gelegt, dass die beiden Ausläufer allmählich näher zu einander rücken und dann mit ihren Anfangsstücken von der Zelle ausgehend bis zu einer gewissen Strecke mit einander verschmelzen. Von dieser Auffassung ausgehend fand ich es merkwürdig, dass der Fortsatz „auch nicht den geringsten Hinweis auf seine Entstehung aus zwei verschiedenen Fasern wahrnehmen lässt". Indem ich seitdem den Vorgang an meinen Präparaten viel klarer als früher zu verfolgen vermochte [1]), bin ich von dieser Ansicht vollkommen abgekommen. Es handelt sich nicht um einen Verschmelzungsvorgang, sondern um eine allmähliche stielförmige Verdünnung des an die beiden Ausläufer stossenden Zellkörperabschnittes. Die Zelle schnürt sich von den Fortsätzen allmählich ab, wobei sich die verjüngte Zellpartie nach und nach zu einem richtigen Achsencylinder gestaltet und sich später auch bei der Mehrzahl der Zellen mit Mark umhüllt. Die Gründe für dieses Geschehen erblicke ich nicht etwa in irgend welchen funktionellen oder anderweitigen wesentlichen Gesichtspunkten, sondern bloss in Momenten mechanischer Art. Hiezu gelange ich durch

---

[1]) Vergl. meine Mitteilung: Zur Kenntnis der Spinalganglien, in Beitr. z. Histologie etc., p. 127.

die Erfahrungen, die ich bei dem Pristiurus-Embryo und neuerdings an den Ganglien des Hühnchens zu machen Gelegenheit hatte. Für das Hühnchen und die höheren Vertebraten erklärt sich der Vorgang einfach aus dem Umstande, dass die ursprünglich gleichmässig durch das ganze Ganglion verteilten Zellen sich im Laufe der Entwickelung mehr und mehr mantelartig in dessen peripherischen Teilen aufschichten, während die sensiblen Fasern unter Bildung eines axialen Bündels, vielleicht in Folge des Zuges, der auf sie von den sich stark ausspannenden hinteren Wurzeln her einwirkt, in der Mitte fixiert bleiben. Beistehende Schemata legen es uns nahe, wie damit notwendigerweise durch den Druck, den die sich auftürmenden und dabei an Grösse beträchtlich zunehmenden Zellen auf einander ausüben, jene Umwandlung der Zellen einhergehen muss. So finden wir also, dass die Umwandlung bloss in mechanischen, topographischen Momenten, in der Art und Weise der räumlichen Gruppierung von Zellen und Fasern begründet ist, dass dem Verhalten somit nach keiner Richtung eine fundamentale, prinzipielle Bedeutung zukommt. Die aktive Rolle bei dem Vorgange scheinen weniger die beiden Fortsätze zu spielen, als der Zellkörper, der sich freilich auch wieder nicht spontan, sondern passiv infolge der auf ihn ausgeübten Druckwirkungen nach aussen verlagert.



Fig. 42.
Schemata zur Darstellung der „Unipolarisation" der Spinalganglienzellen infolge der axial-peripherischen Gruppierung der Elemente. a Stadium mit bipolaren Zellen, b mit Übergangsformen, c mit Unipolarzellen.

Eine sehr grosse Analogie mit diesem Bildungsgange weisen die Entwicklungsverhältnisse der sogenannten Körnerzellen der Kleinhirnrinde auf, deren Bildungsmodus neuerdings von Cajal[1]) und Lugaro[2]) aufgeklärt worden ist. Diese Elemente entstehen offenbar aus den Mitosen, die sich in der innersten, die dorsale Wandung des späteren IV. Ventrikels begrenzenden Zone des Rautenhirns befinden. Von hier aber wandern sie als fortsatzlose Neuroblasten bis in die oberflächlichste Schichte der

---

[1]) S. R. y Cajal, Les nouvelles idées sur la structure du Système nerveux. Traduit par L. Azoulay. Paris 1894, p. 168.

[2]) E. Lugaro, Über die Histiogenese der Körner der Kleinhirnrinde. Anat. Anz., Bd. IX, 1894, p. 710.

Kleinhirnanlage hinaus und bilden dort eine ziemlich breite, aus lauter kleinen Zellen, „Körnern“ bestehende Lage, die sich sehr lange erhält, beim Menschen bis zur Geburt und darüber hinaus, aber doch an Breite schon in der Fötalperiode allmählich abnimmt. Die Vorgänge, die sich an diesem herausgelagerten Zellenlager abspielen, sind folgende.[1] Zuerst entwickeln die Zellen kleine dendritenartige Ästchen, die aber bald wieder verschwinden. Dauernder sind zwei Nervenfortsätze, die die horizontal gelagerte spindelförmig gewordene Zelle parallel mit der Oberfläche in der Längsrichtung der Windung entsendet. Noch liegt die Zelle ganz in der oberflächlichsten Schichte der Rinde. Nun handelt es sich darum, dass sie ihren bleibenden Sitz, die in einem tieferen Niveau gelegene Körnerschichte, erreiche. Dies geht nun durch einen ganz ähnlichen Vorgang vor sich, wie wir ihm an den Spinalganglienzellen bei ihrer Umwandlung zu unipolaren Zellen begegneten. Die Zelle schnürt sich allmählich von ihren beiden Axonen rechtwinklig ab; durch allmähliche Verlängerung und Verdünnung ihres eingeschnürten Teiles senkt sie sich mehr und mehr in die Tiefe, bis sie schliesslich die Körnerlage erreicht. Hand in Hand damit nimmt der aus dem Zellprotoplasma hervorgehende Stiel den Charakter einer feinen Nervenfaser an und jetzt erst haben wir das Bild der definitiven Körnerzelle vor uns. Nun hat es den Anschein, als ob der aufsteigende Fortsatz sich „teilte“. Die Bezeichnung mag in deskriptivem Sinne hingehen, ist aber, wenn damit die Vorstellung eines histogenetischen Geschehens verknüpft wird, ebenso unrichtig wie bei den Spinalganglien. Denn hier wie dort handelt es sich um nichts anderes als um einen Anschluss der Zelle an ihre beiden Fortsätze. In diesem Sinne hat Ranvier in seiner ersten Mitteilung (1875) über die Spinalganglien das Richtige getroffen, wenn er nicht von einer „Teilung“ des Fortsatzes, sondern einfach von einer „Verbindung“ der Zelle mit der sensiblen Faser sprach.

Aus der Kenntnis der dargelegten Thatsachen wird man also leicht den Schluss ableiten können, dass die unipolaren Zellen der höheren Wirbeltiere im Grunde genommen auch nichts anderes als bipolare seien, mithin also zwischen den Fischen und den übrigen Wirbeltieren in dieser Hinsicht kein wesentlicher, sondern nur ein scheinbarer Unterschied bestehe. Man hat die scheinbar unipolaren Zellen daher oft mit Recht pseudounipolare genannt.

In historischer Beziehung sei erwähnt, dass die Unipolarität der Spinalganglienzellen zuerst von Kölliker im Jahre 1844[1]) in bestimmter Weise erkannt und dass das zweite für die Entwickelung unserer einschlägigen Kenntnisse wichtigste Faktum: die Teilung des Fortsatzes in einiger Entfernung von der Zelle, von Ranvier 1875[2]) beim Kaninchen beschrieben wurde (Tubes en T), nachdem allerdings schon von früheren Autoren, wie von Stannius, R. Wagner, Küttner und Schramm fragmentarische Beobachtungen nach dieser Seite hin beigebracht worden sind.

Freilich war die Behauptung von Ranvier, dass von den beiden Fortsätzen der eine centralwärts, der andere peripherisch geht, bei der von ihm angewendeten Methode (Zerzupfung) nicht mehr als eine geistvolle Divination. Den sicheren Nachweis dieses Sachverhaltes glaube ich in einer im Jahre 1886 veröffentlichten Arbeit[3]) erbracht zu haben, auf Grund von Schnitten, an denen sich der Verlauf der beiden Äste direkt von der Teilungsstelle her in die hintere Wurzel und den Spinalnerven verfolgen liess.

Untersuchen wir also die Spinalganglien eines entwickelten höheren Vertebraten oder schon des Frosches mit passenden Isolierungs-, Zerzupfungs- oder Färbungsmethoden, so finden wir darin ausser dem interstitiellen Bindegewebe, ausser Blutgefässen und Nervenfasern, zahlreiche Nervenzellen verschiedener Grösse, deren typische Form die unipolare ist. „Apolarzellen" giebt es nicht. Der Fortsatz, der als regelrechter Achsencylinder aus der Zelle hervortritt, empfängt bei den mittelgrossen und grösseren Zellen in einiger Entfernung von der Zelle eine erst dünne, dann allmählich stärker werdende Markumhüllung, sowie auch eine Schwann'sche Scheide und wird somit zu einer vollkommenen Nervenfaser. Auch eine Henle'sche Scheide tritt hinzu und zwar stellt sie nach meinem, von Daae[4]) und E. Müller[5]) bestätigten Befunde die Fortsetzung der den Zellkörper umhüllen-

---

[1]) A. Kölliker, Die Selbständigkeit und Unabhängigkeit des sympathischen Nervensystems. Akademisches Programm. Zürich 1844, p. 18.

[2]) L. Ranvier, Des tubes nerveux en T et de leur relations avec les cellules ganglionnaires. Comptes rendus, Tome 81, 1875, p. 1274.

[3]) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 26, 1886, p. 370.

[4]) H. Daae, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen beim Säugetier. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXI, 1888, p. 227.

[5]) Erik Müller, Untersuchungen über den Bau der Spinalganglien. Separatabdr. aus d. Nord. med. Archiv. Bd. XXIII, 1891, No. 26. p. 45.

den, bindegewebigen Kapsel dar, die früher auf die Schwann-sche Scheide des Fortsatzes bezogen wurde. Das ungeteilte Stück des Fortsatzes ist von verschiedener Länge. Ist das Stück etwas länger, so lässt die Markscheide oft zwischen Zelle und Teilungsstelle eine oder auch zwei Ranvier'sche Einschnürungen erkennen; auch die Teilung erfolgt im Niveau einer solchen. Der Achsencylinder tritt aus der Markscheide nackt zu Tage und spaltet sich bald Y-förmig in zwei divergierende Schenkel, die sofort unter Aufnahme eines Myelinmantels bogenförmig in entgegengesetzter Richtung central und peripherisch auseinanderweichen.

Der Durchmesser der centralen und peripherischen Faser ist nur in der Minorität der Fälle gleich. Fast immer erscheint der centrale Ausläufer mehr oder weniger dünner als der peripherische; oft ist der Unterschied ausserordentlich stark ausgesprochen. Dieses Verhalten glaube ich zuerst beim Frosche nachgewiesen zu haben; seitdem ist es für die verschiedensten Vertreter der Wirbeltiere von den Fischen bis zu den Säugern konstatiert worden, so von Cl. Sala beim Frosch, von Cajal beim Hühnchen und der Maus, von Retzius bei der Katze und von Van Gehuchten gleichfalls bei der Maus. Ich selbst konnte hiezu Kaninchen, Ratte, Raja und Pristiurus hinzufügen. Wenn schon hiedurch der Eindruck hervorgerufen wird, als wäre der peripherische Fortsatz der Hauptausläufer der Zelle, so wird er noch gefördert dadurch, dass die peripherische Faser sehr oft direkt bogenförmig in der geraden Fortsetzung des in der Regel etwas peripherisch geneigten Zellfortsatzes zu liegen scheint, während der centrale sich davon rechtwinklig gleichsam als Nebenast abzweigt.

Dieses Verhalten hat denn auch Retzius[1]) im Jahre 1890 veranlasst, die Spinalganglienzellen mit den, wie p. 83 dargestellt, vorwiegend unipolaren Nervenzellen im Bauchstrang der Wirbellosen zu vergleichen und den peripherischen Teilungsast als den eigentlichen Stammfortsatz der Zelle, den centralen als einen Nebenfortsatz aufzufassen. Danach wäre also die Spinalganglienzelle nicht nur scheinbar, sondern in Wirklichkeit unipolar, mit peripherisch verlaufendem Nervenfortsatze. Dieser würde unweit von der Zelle einen Nebenast abgeben, der als Hinterwurzelfaser in das Rückenmark eindränge, um darin ein frei verzweigtes Ende zu finden.

---

[1]) G. Retzius, Zur Kenntnis der Nervensysteme der Crustaceen. Biolog. Untersuchungen, Neue Folge. Bd. I, 1890.

Aber die Hypothese erfreute sich keines langen Daseins und Retzius selbst gab sie bald auf. Was Retzius hiezu veranlasste und worin ich selbst mit Van Gehuchten und Cajal die Berechtigung zu finden glaube, gerade den centralen Ausläufer trotz seiner Schwäche als den wichtigeren, den peripherischen als eine sekundäre Bildung zu betrachten, das sind die Erfahrungen, die seitdem dank der Golgi'schen Methode über die Strukturverhältnisse des sensiblen Nervensystems bei wirbellosen Tieren bekannt geworden sind.

Den Ausgangspunkt dieser Beobachtungen bildete ein Befund. den ich selbst [1]) beim Regenwurm machte und der seitdem von Retzius [2]) und kürzlich wieder von Smirnow [3]) bestätigt wurde. Ich konnte nachweisen (Fig. 43), dass beim Regenwurm in die Epidermis zahlreiche zarte spindelförmige Elemente eingeschaltet sind, die an ihrem unteren Ende unter Abgabe von einigen feinen Dendriten direkt in eine Nervenfaser übergehen. Diese dringt in das Bauchmark ein, um sich darin frei aufzuzweigen; es handelt sich also hier ohne Frage um Nervenzellen und zwar, bei der nach der funktionellen Seite hin ganz klaren Sachlage, bestimmt um sensible oder sensorische Nervenzellen, um Ursprungszellen peripherischer sensibler Fasern. Ich habe schon damals die Meinung ausgesprochen, dass diese Zellen den Spinalganglienzellen der Wirbeltiere entsprechen und dass ihr Fortsatz mit dem centralen Teilungsast der Spinalganglienzelle bei Wirbeltieren vergleichbar ist. Diese Analogie ist auch in dem weiteren Verhalten des Fortsatzes begründet. Denn in überraschender Übereinstimmung mit dem Verhalten der Fasern der hinteren Wurzel, strebt er unverästelt als einheitliche Faser nach dem Marke, dem Bauchstrange hin, dringt in diesen ein und zerfällt darin sogar in ähnlicher Weise, wie das bei den Wirbeltieren der Fall ist, Y-förmig in einen auf- und absteigenden Ast, die nach kürzerem oder längerem Längsverlaufe frei endigen.

In der epidermalen Lage dieser Zellen prägt sich ohne Frage ein primitiver Zustand aus. Denn da das gesamte Nervensystem, das sensible wie das motorische, onto- und phylogenetisch eine Bildung des äusseren Keimblattes, des Integuments darstellt, so

---

[1]) M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 30, 1892, p. 102.

[2]) G. Retzius, Das Nervensystem der Lumbricinen. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge III. Stockholm 1892, p. 1.

[3]) A. Smirnow, Über freie Endigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anz., Bd. IX, 1894, p. 570.

wird sich der Bau des Nervensystems, je mehr diese Beziehung auch in der definitiven Einrichtung gewahrt ist, desto mehr dem Urzustande nähern. Und wenn sich gleich seitdem durch die Untersuchungen von Smirnow auch noch die Gegenwart von freien Verästelungen in der Epidermis neben diesen cellulären Faserursprüngen ergeben hat, so ist doch der reiche Gehalt des Körperepithels beim Regenwurm an epidermalen Sinneszellen als ein sehr ursprünglicher Zustand aufzufassen.

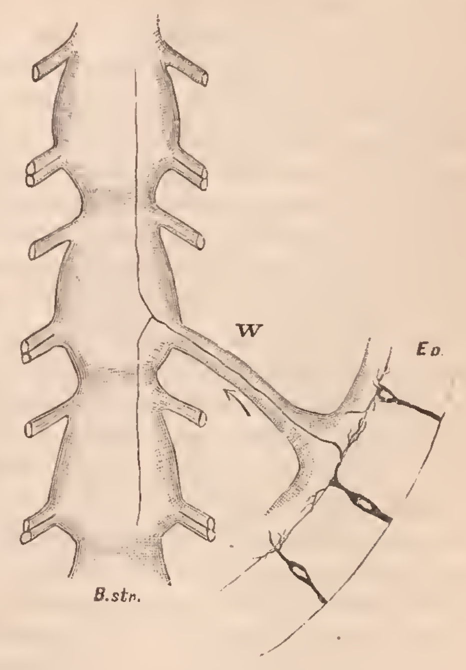


Fig. 43 [4])
Die sensorischen Hautnerven des Regenwurms, halbschematisch. Ep Epidermis (Hypodermis aut.) mit sensibeln Sinnesnervenzellen, W Nervenwurzel, B.str. Bauchstrang mit Bifurkation und Endigung der sensibeln Fasern.

Es hat sich seitdem herausgestellt, dass die Anordnung der Sinneselemente der Haut auch bei anderen Würmern, bei Mollusken, Insekten und Crustaceen von dem beim Regenwurm nachgewiesenen Plane beherrscht ist. Retzius[1]) fand im wesentlichen das gleiche Verhalten in der Haut eines polychäten Wurms, Nereïs, nur liess sich hier insofern schon ein etwas höherer Zustand nachweisen, als die Zellkörper der Sinneszellen zum grossen Teil schon unter das Niveau des Epithels verlagert erschienen und damit bloss durch einen peripherischen Fortsatz in Verbindung standen. In ganz gleicher Anordnung kehren nach Retzius[2]) und Samassa[3]) die Sinneszellen in der Haut

[1]) G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Polychäten. Biolog. Untersuchungen, N. F. IV, 1892, p. 1.

[2]) G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Mollusken. N. F., Bd. IV, 1892, p. 11.

[3]) P. Samassa, Über die Nerven des augentragenden Fühlers von Helix pomatia. Zool. Jahrbücher, Bd. VII, 1894, p. 593.

[4]) Die Abbildung, auf die S. 133 verwiesen wird, ist nicht Figur 43, wie es dort aus einem Versehen heisst, sondern die auf S. 307 stehende Figur 47.

der Limaciden wieder, wo sie freilich schon vor vielen Jahren mit anderweitigen Hilfsmitteln der histologischen Untersuchung von Flemming[1]) nachgewiesen wurden. In allerletzter Zeit hat schliesslich vom Rath[2]) bei verschiedenen Crustaceen, Insekten und Myriapoden an der Hand der Chromsilbermethode zeigen können, dass auch hier unter den Sinneshaaren genau dieselben Sinneszellen liegen, wie sie sich in der Haut der Polychäten etc. finden: spindelförmige Nervenelemente, die einerseits dem Centralnervensysteme eine sich dort frei verästelnde Nervenfaser zusenden, andererseits aber infolge ihrer etwas tieferen Lage den distalen Teil ihres Zellkörpers zu einem peripherischen Fortsatze auswachsen lassen, der an das Haar herantritt, um in dem einen Falle (Crustaceen) schon an dessen Basis zu endigen, in dem andern (Insekten, Myriapoden) in der Achse des Haares bis zu dessen Spitze emporzudringen. So lässt sich bei allen wirbellosen Tieren, die bisher mit den neuen Methoden auf die Anordnung ihres sensoriellen Nervensystems untersucht sind, ein einheitlicher Plan nachweisen. Ich möchte noch hinzufügen, dass ich kürzlich zeigen konnte[3]), dass auch die Netzhaut der Cephalopoden wesentlich aus ähnlichen, nur in manchen Beziehungen etwas modifizierten Sinneszellen zusammengesetzt ist.

Es liegt nun gewiss sehr nahe, die Spinalganglienzellen der Vertebraten auf diese epidermalen oder subepidermalen Sinneszellen zurückzuführen. Der ursprünglichste Zustand wird ohne Frage durch das beim Regenwurm realisierte Verhalten dargestellt, wo die Sinneszellen mitten im Epithel, eingeschlossen zwischen dessen anderweitigen Elementen, ihren Sitz haben. Schon bei der nächst höheren Form, wie sie uns bei den andern untersuchten Wirbellosen entgegentritt, senkt sich die Zelle in ein etwas tieferes Niveau. Steigert sich dieser Vorgang in einer höheren Lebensstufe noch viel mehr, so leitet sich das Verhalten ein, wie es bei den Wirbeltieren vorhanden ist; die Sinneszelle hat nun ihre oberflächliche Lage vollkommen aufgegeben und erscheint in die Tiefe, in die Nachbarschaft des Centralnervensystems gerückt. Durch diese Verlagerung aber hat sich die Notwendigkeit eines neuen Gebildes zur Verbindung mit der Oberfläche eingestellt. Diese Verbindung

[1]) W. Flemming, Die Haare tragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. V, 1869.

[2]) O. vom Rath, Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. Berichte d. Naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B., Bd. IX, p. 137.

[3]) M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LVIII, 1894, p. 636.

wird ermöglicht, indem sich der Zellkörper selbst mehr und mehr zu einer fadenförmigen Bildung umgestaltet, die, ursprünglich ein Zellbestandteil, bald den Charakter einer Nervenfaser annimmt. Sie stellt als solche eine sekundäre Bildung dar; der centrale Fortsatz ist als der primäre aufzufassen.

Wenn oben die Spinalganglienzellen als glatte, adendritische, streng unipolare Elemente geschildert wurden, so dürfen doch einige mit diesem Ausspruch etwas kontrastierende Beobachtungen, die kürzlich von Disse, mir und Cajal mitgeteilt worden sind, nicht verschwiegen werden. Disse[1]) fiel es zuerst an den Spinalganglien von Froschlarven auf, dass an manchen Zellen neben dem typischen Nervenfortsatz noch kleine dendritenartige Fädchen vorhanden sind. Ich selbst[2]) vermochte beim Hühnchen ähnliches zu konstatieren, aber erst vom 14. Tage an, bis zu dieser Periode erschienen die Zellen alle von glatter Beschaffenheit. An den Ganglien des 14tägigen Hühnchens nun fand ich sehr sporadisch Elemente, die neben ihren beiden typischen Fortsätzen, dem centralen und dem peripherischen, noch eine Anzahl ganz kurzer, teilweise verzweigter, entschieden dendritenartiger Ausläufer zeigten. Bei Säugern, von denen ich namentlich die Maus in den verschiedensten Stadien darauf untersucht hatte, konnte ich derartige Zellen nicht nachweisen. Alle Elemente des Ganglion Gasserii z. B. boten bei der mehrtägigen Maus eine ganz adendritische Beschaffenheit dar. Indes ist hier an eine Zeichnung zu erinnern, die v. Kölliker 1867 in der V. Auflage seiner Gewebelehre[3]) von einer Ganglienzelle aus dem Ganglion Gasserii der Katze gab, woran mehrere Fortsätze dargestellt sind.

Wie sollen wir nun diese Bildungen auffassen? Sind sie vor allem nur von vorübergehender Natur oder entsprechen sie einem dauernden Strukturverhältniss einzelner Zellen? Cajal[4]), der sie, ebenfalls vom Hühnchen, gleichzeitig mit mir und ohne Kenntnis meiner Untersuchungen, beschrieb, scheint sich mehr zur ersten

[1]) J. Disse, Über die Spinalganglien der Amphibien. Anat. Anz. Suppl. z. VIII. Jahrg., 1893, p. 201.

[2]) M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der Spinalganglien. In: Beiträge z. Histol. d. Nervensyst. und d. Sinnesorgane. 1894, p. 129.

[3]) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 5. Auflage. 1867, Fig. 215. p. 319.

[4]) S. R. y Cajal, Los ganglios y plexos nerviosos del intestino de los mamíferos y pequeñas adiciones à nuestros trabajos sobre la médula y gran simpático general. Madrid 1893, p. 44.

Ansicht hinzuneigen. Ich kann mich kaum entschliessen, anzunehmen, dass diese Ästchen nach einer so vorgeschrittenen Stufe noch einer regressiven Metamorphose unterliegen. Jedenfalls aber sind es sehr unwesentliche und nur ganz sporadisch auftretende Bildungen, die nicht eigentlich zum Typus der Spinalganglienzelle gehören, und ich glaube den richtigen Weg eingeschlagen zu haben, wenn ich sie nicht gleich bei der Darstellung des Typus der Spinalganglienzellen, sondern erst hier in Form eines Nachtrages zur Sprache gebracht habe. In grosser Verlegenheit ist man, wenn man sich fragt, wie sich diese Ästchen zur bindegewebigen Zellkapsel verhalten.

Die Frage nach der funktionellen Bedeutung der Spinalganglienzellen kann nach drei Richtungen hin ins Auge gefasst werden. Über allen Zweifel erhaben ist ihre hervorragende histogenetische Rolle; sie stellen die Elemente dar, woraus die hinteren Wurzeln samt ihren intramedullaren Fortsetzungen, sowie auf der andern Seite die peripherischen sensiblen Nervenfasern hervorgehen. Eine zweite, ihrem Wesen nach unserem Verständnis schon weniger zugängliche Thätigkeit lässt sich aus den Beobachtungen ableiten, die zur Annahme eines trophischen Einflusses jener Nervenzellen auf die aus ihnen embryonal hervorgehenden Fasern in ihrem ganzen Verlaufe geführt haben. Nach Waller's[1]) vielfach (in letzter Zeit wieder durch Joseph[2]), Singer und Münzer,[3]) Kahler[4]) u. a.) bestätigter Entdeckung weiss man, dass die experimentelle Durchschneidung der hinteren Wurzel zwischen Ganglion und Mark stets eine Degeneration des centralen Stumpfes bewirkt, welcher Befund durch die Untersuchungen Türck's und vieler anderer über die sekundären Degenerationen des Markes noch dahin erweitert werden konnte, dass sich die Entartung der von ihren Ursprungszellen abgetrennten Nervenfasern auch auf deren intramedullare Fortsetzungen erstreckt. Ebenso ist es eine ausserordentlich häufig wiederholte Beobachtung, dass Durchtrennung

---

[1]) Waller, Sur la réproduction des nerfs et sur la structure et les fonctions des ganglions spinaux. Müllers Archiv, 1852, p. 392.

[2]) M. Joseph, Zur Physiologie der Spinalganglien. Archiv f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt., Jahrg. 1887, p. 296.

[3]) J. Singer und E. Münzer, Beiträge zur Anatomie des Centralnervensystems, insbesondere des Rückenmarkes. Denkschr. d. mathem.-naturw. Klasse d. k. Akad. d. Wissensch. Bd. 57, Wien, 1890, p. 569.

[4]) O. Kahler, Über die Unheilbarkeit gewisser Rückenmarkserkrankungen. Prager mediz. Wochenschrift 1884, Nr. 31.

der peripherischen sensibeln Nerven gleichfalls zum Untergang der peripherisch von der Durchschnittsstelle gelegenen Nervenfasern führt, während die Elemente des centralen Stumpfes ihre Integrität und Reizbarkeit zunächst beibehalten. Dies beweist also, dass für die normale Thätigkeit und den normalen anatomischen Bestand der sensibeln Fasern ihre Verbindung mit der Spinalganglienzelle eine Conditio sine qua non ist, wobei freilich die Art und Weise dieser Abhängigkeit unverstanden bleibt, denn das Wort „trophische Funktion" begreift wohl noch keine Erklärung dafür. Ich verweise in dieser Beziehung auf das p. 114 Gesagte.

Während aber die Bedeutsamkeit der Spinalganglienzelle nach diesen beiden Seiten hin feststeht, lässt sich das nicht sagen in Betreff der Rolle, die ihr in der Leitung und Perception von Empfindungsreizen beigelegt werden soll. Die merkwürdige Anordnung der Fasern bei der T-Teilung hat gewiss schon manchem die Vermutung nahegelegt, dass der Zweck des Phänomens der Unipolarisation darin liege, den Zellkörper aus der nervösen Bahn gleichsam auszuschalten, indem die Erregung die Zelle, sobald sie unipolar geworden, gar nicht mehr berühre, sondern an der Ranvier'schen Teilungsstelle von der peripherischen Faser direkt in die centrale übergehe, ohne in den Zellfortsatz einzulenken, um so auf dem kürzesten Wege das Centralorgan zu erreichen. Eine solche Hypothese muss aber von vornherein als unwahrscheinlich bezeichnet werden angesichts der hohen physiologischen Rolle, die man mit Recht den Nervenzellen anderer Lokalitäten zuteilt, auch müsste da zwischen den Fischen, wo der Innervationsstrom die zeitlebens oppositipole Zelle sicher passiert, und den anderen Vertebraten in dieser Hinsicht ein prinzipieller Unterschied angenommen werden, was für jene Auffassung gleichfalls nicht günstig ist. Aber es liegen auch positive Erfahrungen vor, die als Beweise herangezogen werden können, um zu zeigen, dass die Erregung die Zelle nicht umgeht, sondern ihren Weg durch sie nimmt. Aus Wundt's Versuchen[1]) ging im Jahre 1876 hervor, dass der Lauf der in den Hinterwurzeln des Frosches dem Rückenmarke zustrebenden sensiblen Erregung in den Spinalganglien eine Verzögerung von durchschnittlich 0,003 Sekunden erfährt. Ein ähnliches Resultat ergaben die Experimente von Gad und

[1]) W. Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren. Stuttgart 1876.

Joseph[1]). Reizt man den N. vagus beim Kaninchen, so treten reflektorisch krampfhafte Atembewegungen ein. Diese Forscher fanden nun, dass diese Erscheinungen mit einer kleinen Verzögerung eintraten, wenn sie die Reizung des centralen Nervenstumpfes nicht unmittelbar an dem Austritt des Nerven aus dem Gehirn, sondern weiter unten, jenseits des einem Spinalganglion entsprechenden Ganglion jugulare vornahmen. Dies kann in keiner anderen Weise erklärt werden, als dass man annimmt, dass die Reizwelle bei ihrem Durchgange durch den Zellkörper der Spinalganglienzellen in ihrem Fortschreiten etwas gehemmt wird. Damit ist freilich nur eine Vorfrage des Problems der funktionellen Bedeutung dieser Elemente erledigt, noch immer ist damit nicht entschieden, ob die Erregung dadurch fördernd oder sonstwie beeinflusst wird, oder ob die Zelle der Erregung bloss als indifferente, nur durch ihre Masse die Leitungswiderstände vermehrende Durchgangsstation dient.

Nach dem Bell'schen Gesetz sind die hinteren Wurzeln ausschliesslich mit der centripetalen Leitung sensibler Eindrücke betraut, was in die Sprache unserer neueren Anschauungen übertragen soviel bedeuten würde, dass sie aus lauter Fasern bestehen, die Derivate der Spinalganglienzellen sind. Mit diesem Satze kontrastiert der unlängst erbrachte Nachweis von einigen Fasern in den hinteren Wurzeln des Hühnchens, die nicht aus dem Ganglion, sondern aus gewissen Vorderhornzellen des Rückenmarkes entspringen und das Ganglion einfach durchsetzen, ohne sich mit dessen Elementen zu verbinden. Die Geschichte dieser Fasern ist folgende: Cajal giebt in seiner 1889 erschienenen Rückenmarksarbeit[2]) an, beim Hühnchen Fasern in den Hinterwurzeln wahrgenommen zu haben, die, abweichend von dem Verhalten der anderen, sich nicht gleich im Hinterstrang teilten, sondern bis an die Grenze der Vorderhörner verfolgt werden konnten, ohne sich zu teilen oder zu verästeln. Über den Ursprung oder die Endigung dieser Fasern, die sich von den anderen Elementen der hinteren Wurzeln auch durch etwas stärkeres Kaliber unterschieden, vermochte Cajal nicht ins klare

---

[1]) J. Gad und M. Joseph, Über die Beziehungen der Nervenfasern zu den Nervenzellen in den Spinalganglien. Archiv f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt., Jahrg. 1889, p. 199.

[2]) S. R. y Cajal, Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. Anat. Anz., Jahrg. V, 1890, p. 85.

zu kommen. Dies gelang erst mir[1]) durch den beim 5tägigen Hühnchen erbrachten Nachweis, dass es sich um den Nervenfortsatz von Vorderhornzellen handelt, die sich in ihrem Aussehen genau an die daselbst befindlichen grossen motorischen Zellen anschliessen. Eine Abbildung dieser Zellen mitsamt ihrem als „durchtretende Faser“ das Spinalganglion durchsetzenden Fortsatz habe ich anlässlich eines Vortrages auf dem Berliner internat. medizinischen Kongress den 6. August 1890 vorgelegt. Freilich erschien die Abbildung erst etwas später in einer anderen Abhandlung. Mein Befund wurde bald darauf von Cajal[2]) konstatiert, der unabhängig von mir zu demselben Resultat gekommen war. Neuere Bestätigungen enthalten die Arbeiten von Van Gehuchten[3]), der die Fasern auch beim 11tägigen Hühnchen vorfand, und die von Retzius[4]).

Man trifft diese Zellen am leichtesten am 6.—9. Tage an; sie sind nicht gerade sehr selten, manchmal erscheinen 2—3 neben einander an demselben Querschnitt imprägniert. Sie können in allen Teilen des Vorderhorns liegen. Der Fortsatz zieht sagittal nach hinten, giebt manchmal auch ein kleines Nebenästchen ab, ist anfangs glatt konturiert, nimmt aber etwas weiter hinten eine variköse Beschaffenheit an; im Niveau des „primären Hinterstranges“ biegt er plötzlich durch den lateralsten Teil dieses Bündels oder auch schon etwas weiter vorn in die hintere Wurzel ein, um sie als „durchtretende“ Faser zu durchziehen. Um die Wahrheit zu sagen, muss ich bemerken, dass es mir nie gelungen ist, die Faser von ihrer Zelle an bis zum distalen Ende des Ganglions zu verfolgen, wie es die Figur 44 zeigt; im proximalen Teil des Ganglions hörte die Imprägnation der Faser im besten Falle auf, aber es konnte diese Ergänzung vorgenommen werden auf Grund von anderen hierher gehörigen Fasern, die wieder das ganze Ganglion durchzogen, aber im Rückenmarke nicht bis zur Zelle imprägniert erschienen. Aus der Kombination zweier solcher Bilder entstand Figur 44.

---

[1]) M. v. Lenhossék, Über Nervenfasern in den hinteren Wurzeln, welche aus dem Vorderhorn entspringen. Anatomischer Anzeiger, Jahrg. V, 1890, p. 360.

[2]) S. Ramón y Cajal, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet? Anat. Anz. Jahrg. V, 1890, p. 613.

[3]) A. Van Gehuchten, Les éléments moteurs des racines postérieurs. Anat. Anz. Jahrg. VIII, 1893, p. 215.

[4]) G. Retzius, Biolog. Untersuchungen, N. F. V, 1893, p. 52.

Man darf also behaupten, dass bei dem Hühnchen die hinteren Wurzeln ausser den gewöhnlichen centripetalen Fasern noch in beschränkter Zahl centrifugale, aus den Vorderhörnern des Rückenmarkes entspringende Elemente führen. Für das physiologische Verständnis dieser Fasern liegt kein anderer anatomischer Anhaltspunkt vor, als die vollkommene Gleichartigkeit ihrer Ursprungszellen in Lage und Aussehen mit den „moto-

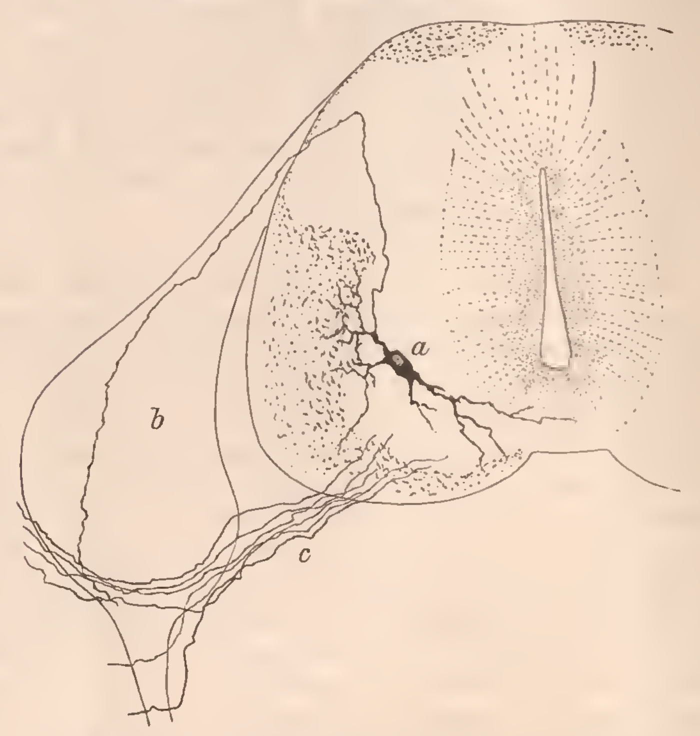


Fig. 44.
Aus dem Rückenmarke eines 9tägigen Hühnchens. a centrifugale Hinterwurzelzelle, b Spinalganglion mit durchtretender Faser, c vordere Wurzel.

rischen" Zellen der Vorderhörner, woraus man vielleicht auf eine gleiche Funktion schliessen, d. h. in den fraglichen Fasern mit Cajal gleichfalls cellifugal wirkende Elemente erblicken darf. Nach v. Kölliker's Vermutung[1]) dringen die Fasern in die Grenzstrangganglien ein, um deren Nervenzellen zu umspinnen und stellen in physiologischer Hinsicht möglicherweise Vaso- und

[1]) A. v. Kölliker, Der feinere Bau und die Funktionen des sympathischen Nervensystems. Sitzungsber. d. Würzburger Physik.-med. Gesellschaft, 1894, V. Sitzung.

Viscerokonstriktoren dar. Einer umfassenderen Verallgemeinerung des Befundes steht noch dessen Isoliertheit im Wege, indem bisher derartige motorische Hinterwurzelfasern ausser beim Hühnchen bei keinem anderen Tier aufgefunden werden konnten. Indirekte Beweise für deren Existenz bei Säugern enthalten allerdings die (freilich von Singer und Münzer angezweifelten) Erfahrungen Josephs's bei Durchschneidungsversuchen der hinteren Wurzeln an der Katze. Joseph fand eine Anzahl von Nervenfasern im centralen Stumpf von der sich bei allen übrigen einstellenden Waller'schen Degeneration stets verschont und verlegt daher das „trophische Centrum" für diese intakten Elemente, d. h. deren Ursprungszellen in das Rückenmark. — Unter der, einstweilen, wie gesagt, noch durchaus hypothetischen Voraussetzung, dass diese Fasern auch bei anderen Wirbeltieren vorhanden sind, könnten noch folgende Thatsachen für die Bestimmung ihrer Funktion Verwertung finden: Morat[1]) hat 1892 bei jungen Hunden durch Reizung der hinteren Wurzeln, wie schon früher Stricker und Gärtner, Erweiterung der Gefässe im Verbreitungsbezirk der betreffenden Nerven beobachtet; Steinach's[2]) analoge Experimente wurden am Frosche angestellt und ergaben auf Reizung des peripherischen Stumpfes der durchschnittenen Wurzeln peristaltische und antiperistaltische Darmbewegungen, wobei einem jeden hinteren Wurzelpaar ein bestimmter Darmabschnitt funktionell anzugehören schien.

Physiologisch noch gleichfalls unverstanden ist ein zweiter Befund, den wir Ehrlich und Cajal verdanken. Ehrlich[3]) wies mit seiner Methylenblaumethode beim Frosche nach, dass die Spinalganglienzellen hier korbartig von feinen Fasern umsponnen werden, eine Beobachtung, die auch von Arnstein[4]) konstatiert wurde. Cajal[5]) gelang es mit der Chromsilbermethode ähnliches bei der Maus aufzufinden. Er wies hier in den Spinal-

---

1) O. Morat, Les fonctions vaso-motorices des racines postérieures. Archives de Physiol. normale et pathologique, 1892.

2) E. Steinach, Über die motorische Innervation des Darmtractus durch die hinteren Spinalnervenwurzeln. Lotos, N. F., Bd. XIV, 1893.

3) P. Ehrlich, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche med. Wochenschr., 1886, Nr. 4.

4) C. Arnstein, Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. Anat. Anz., Jahrg. II, 1887, p. 125.

5) S. R. y Cajal, Pequeñas comunicaciones anatómicas Sobre la existencia de terminaciones nerviosas pericelulares en los ganglios nerviosos raquidianos. Barcelona 1890.

ganglien einen neuen Bestandteil: sympathische Fasern nach, die wahrscheinlich auf dem Wege des R. communicans aus den Nervenzellen des Grenzstranges herstammen. Er beschreibt und zeichnet sie als zarte, wellig-zackige Fasern, die einer Markscheide entbehren und in den Spinalganglien in der Weise endigen, dass sie sich um deren Zellen herum, und zwar innerhalb der bindegewebigen Kapsel, in Gestalt eines pericellulären Geflechtes verzweigen. Es handelt sich hier offenbar um eine ähnliche, nur etwas einfacher gebaute Oberflächenendigung, wie sie als Arnoldsches Netz (entdeckt von Arnold 1865) an den Nervenzellen des Sympathicus mit der Ehrlich'schen Methode so schön zur Darstellung gelangt. Auch in dem Arnold'schen Geflecht handelt es sich um die Endverästelung eines von einer anderen Zelle her als Spiralfaser an die sympathischen Zellen herantretenden Achsencylinders. — Die Cajal'schen Fasern scheinen der Golgischen Reaktion besonders grosse Schwierigkeiten entgegenzusetzen, denn die Beobachtung des spanischen Forschers ist bisher isoliert geblieben; weder er selbst, noch auch die anderen Forscher, die seitdem die Spinalganglien mit der Golgi'schen Methode untersuchten, vermochten sie wieder darzustellen. Bei der fragmentarischen Natur unserer Kenntnisse wäre es wohl verfrüht, die dargelegte Beobachtung verallgemeinern und auf sie weitergehende physiologische Schlüsse gründen zu wollen. Auf alle Fälle darf man aber so viel folgern, dass die fraglichen Fasern, sofern sie eine allgemeine Verbreitung haben, dazu dienen, zwischen dem Sympathicus und den Spinalganglienzellen Beziehungen herzustellen. Der Zweck dieses Konnexes kann ein doppelter sein; entweder werden auf diesem Wege sensible Reize, zu deren Aufnahme nur der Sympathicus geeignet ist, dem Centrum zugeleitet, oder aber es sind hier gewisse vom Sympathicus ausgehende Impulse im Spiele, die die Aufgabe haben, durch ihre Einwirkung in den Spinalganglienzellen einen für ihre Funktion günstigen Reizzustand herbeizuführen.

Verlauf der sensibeln Fasern im Rückenmark. Unsere Kenntnisse über das Verhalten der sensibeln Fasern im Rückenmarke haben in den letzten Jahren wesentliche Bereicherungen erfahren, die namentlich von Golgi, Nansen, Cajal und v. Kölliker ausgegangen sind. Bahnbrechend wirkte vor allem der durch Golgi[1]) geführte Nachweis, dass die Fasern der

[1]) Golgi hat seine sämtlichen, auf das Rückenmark bezüglichen Arbeiten unter dem Titel: „Über den feineren Bau des Rückenmarkes“ im V. Jahr-

hinteren Wurzeln sich im Marke nicht, wie es bis dahin vielfach angenommen wurde, mit Nervenzellen in Verbindung setzen, sondern dass sie sich alle unter Aufzweigung in das „allgemeine Nervennetz“ oder, wie wir uns heute ausdrücken, in den „Nervenfilz“ der grauen Substanz einsenken. Von gleicher Wichtigkeit waren dann die zuerst in spanischer, dann in französischer Sprache veröffentlichten Beobachtungen Cajals[1]), worin u. a. die zwei folgenden interessanten Thatsachen zur allgemeinen Kenntnis gebracht wurden:

1. Die Fasern der hinteren Wurzeln dringen nach ihrem Eintritt in das Mark nicht sofort in die graue Substanz ein, wie man es bis dahin geglaubt hatte, sondern teilen sich zunächt Y-förmig in zwei Endäste, einen auf- und absteigenden, die in den Hintersträngen longitudinal verlaufen. Die Hinterstränge setzen sich zum grossen Teile aus diesen Längsfortsetzungen der hinteren Wurzeln zusammen.

2. Während ihres Verlaufs geben die beiden Längsfasern von Stelle zu Stelle rechtwinklig zartere Seitenzweige: Kollateralen an die graue Substanz ab, die darin unter Umspinnung der Nervenzellen mit freien Endbäumchen auslaufen. Auch der Stamm der sensibeln Fasern lässt, zwischen Eintritt und Teilungsstelle, 1—3 solche Fibrillen aus sich hervorgehen.

Dem Grundsatze suum cuique gemäss glaube ich es nicht unterlassen zu dürfen, auf gewisse Anhaltspunkte hinzuweisen, die für beide von Cajal beschriebenen Thatsachen, allerdings in weniger umfassender und präziser Gestalt, schon von anderer Seite vor dem spanischen Forscher gegeben worden sind. So finden wir die Bifurkation schon 1886 in Nansen's Werk[2]) für Myxine beschrieben und abgebildet, und dass Golgi die Kollateralen schon vom Jahr 1880 an gesehen hat, geht, wie es auch Cajal nachträglich zugab[3]), aus einer Stelle seiner in jenem Jahre erschienenen

---

gang (1890) des Anat. Anz., p. 372, gesammelt erscheinen lassen. Vergl. im Sammelwerk p. 217.

[1]) S. R. y Cajal, Contribucion al Estudio de la Estructura de la Médula Espinal. Revista trimestral de Histologia Normal y Patologia. Ano I., 1889, No. 3 y 4. — Derselbe: Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. Anat. Anz., Jahrg. V, 1890, p. 85.

[2]) Fritjof Nansen, The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central nervous System. Bergens Museums Aarsberetning for 1885. Bergen 1886, p. 158, Jahrg. 111.

[3]) S. R. y Cajal, Réponse à Mr. Golgi à propos des fibrilles collaterales de la moëlle épinière. Anat. Anz. Jahrg. V, 1890, p. 579.

Abhandlung[1]) unverkennbar hervor. Wenn trotzdem die beiden fundamentalen Thatsachen vorwiegend mit Cajal's Namen verknüpft werden, so ist dies darin genügend begründet, dass Cajal die fragmentarischen Andeutungen der beiden anderen Forscher, von deren Angaben er übrigens keine Kenntnis hatte, durch erschöpfende und genaue Mitteilungen ersetzt und die ermittelten Strukturverhältnisse in ihrem für alle Wirbeltiere allgemeinen Vorkommen und ihrer Wichtigkeit nach der physiologischen Seite hin in umständlichen Erörterungen beleuchtet hat. Ohne Cajal's Auftreten würden wir ganz bestimmt noch nichts von diesen so wichtigen Einrichtungen wissen. Denn bei Nansen vermisst man auch die leiseste Andeutung der Idee, dass die bei Myxine dargestellte Bifurkation der sensibeln Fasern eine allgemeine Erscheinung bei den Wirbeltieren sei, und was die Kollateralen betrifft, so vermochte ich in Golgi's Arbeiten hierüber beim besten Willen nicht mehr aufzufinden, als folgenden kurzen Passus: (An der Bildung der Nervennetze der grauen Substanz nehmen noch Teil) „Fibrillen, welche aus den Achsencylindern der Nervenfasern der verschiedenen Stränge der weissen Substanz (Vorder-, Seiten- und Hinterstränge) hervorgehen, indem dieselben schräg oder horizontal in die graue Substanz eintreten und sich dort in derselben Weise verzweigen, wie die aus Nervenfortsätzen hervorgehenden Fibrillen.“ Dies ist alles. Ein noch grösserer Mangel aber, als die Flüchtigkeit und Kürze der Beschreibung liegt in dem Umstande, dass Golgi es unterlassen hat, seiner Arbeit Abbildungen beizugeben. Die erste bildliche Wiedergabe der Kollateralen bot Cajal.

Cajal's Befunde fanden bald eine mächtige Stütze in der Auktorität Kölliker's (a. a. O. Ztschr. f. wiss. Zool. 1890), welcher die von dem spanischen Forscher mitgeteilten Thatsachen bei mehreren Säugern bestätigen und durch wichtige Zusätze erweitern konnte. Bald wurden auch für Reptilien (Cajal[2]), Amphibien (Pedro Ramón[3]), Cl. Sala[4]),

[1]) C. Golgi: Studi Istologici sul Midollo Spinale. Archivio Italiano per le Malattie nervose. Anno 18, 1881.

[2]) S. R. y Cajal, Pequeñas contribuciones ..... La médula espinal de los reptiles. Barcelona 1891.

[3]) P. Ramón, Las fibras colateralas de la sustancia blanca en la médula de las larvas de batracio. Gacet. sanit. de Barcelona, 1890.

[4]) Cl. Sala, Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona 1892.

Sclavunos[1]) und Fische (Retzius[2])) die gleichen Verhältnisse ermittelt, ja überraschender Weise konnte ich vor drei Jahren sogar bei dem Regenwurm die Bifurkation der sensiblen Fasern im Bauchstrang in genau derselben Form, wie sie bei den Vertebraten besteht, nachweisen und hatte die Befriedigung, meine Befunde in allen thatsächlichen Punkten bald auch durch Retzius konstatiert zu sehen[3]). v. Kölliker[4]) hat gezeigt, dass die Bifurkation auch an manchen sensibeln Kopfnerven beim Eintritt der Fasern in das verlängerte Mark vorkommt, so vor allem am Hörnerven, am Vagus, am Glossopharyngeus und auch an der Portio major Trigemini.

Die Cajal'sche Bifurkation lässt sich am vorteilhaftesten an sagittalen Längsschnitten des Rückenmarkes von Hühnerembryonen studieren. Die Gestalt, die sie darbietet, ist keine T-, sondern eine ausgesprochene Y-förmige, indem die beiden Teilungsäste nicht sofort die Längsrichtung einschlagen, sondern zunächst auf- und absteigend bogenförmig oder winklig schief auseinanderweichen, um erst allmählich in die senkrechte Richtung einzulenken. Da die Teilungswinkel bei allen ungefähr dieselben sind (150—160° nach Kölliker), so gewähren auf Längsschnitten die sich bündelweise gabelnden Hinterwurzelfasern, wie dies namentlich v. Kölliker betont, eine sehr hübsche, regelmässige Anordnung. Die Teilungsstelle lässt in der Regel eine kleine Verdickung erkennen, in der man vielleicht die

---

[1]) G. L. Sclavunos, Beiträge zur feineren Anatomie des Rückenmarkes der Amphibien. Festschrift für A. v. Kölliker, 1892.

[2]) G. Retzius, Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von Myxine glutinosa. Biolog. Unters. N. F. II, 1891, p. 47. — Derselbe: Die nervösen Elemente im Rückenmarke der Knochenfische. Biolog. Unters. N. F., V, 1893, p. 27.

[3]) Angesichts dieser so weit herabreichenden Übereinstimmung muss man im höchsten Grade überrascht sein, gerade bei einem Wirbeltier, bei Amphioxus, die Anordnung des sensiblen Nervensystems von einem etwas anderen Plane beherrscht zu sehen. Amphioxus besitzt nämlich, abweichend von den übrigen Vertebraten, keine Spinalganglien, aber, wie neuere Erfahrungen ergeben, auch keine endständigen, in die Epidermis eingeschalteten sensibeln Zellen, wie sie bei Lumbricus nachgewiesen sind. Die sensibeln Zellen liegen hier vielmehr, nach dem Zeugnisse von Retzius (Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von Amphioxus. Biol. Untersuchungen, N. F., II, Stockholm 1891) innerhalb des Rückenmarkes selbst, dessen Medianfeld sie als teils quergelagerte, teils in der Längsrichtung angeordnete spindelförmige Zellen in Anspruch nehmen. Die hinteren Wurzeln setzen sich aus den Fortsätzen dieser Zellen zusammen.

[4]) A. v. Kölliker, Der feinere Bau des verlängerten Markes. Anat. Anz. Jahrg. VI, 1891, p. 427.

von Ranvier[1]) entdeckte, der Einschnürungsstelle eigentümliche „konische Anschwellung" des Achsencylinders erblicken darf, indem die Teilung nach Cajal's Beobachtung in derselben Weise, wie es bei der Faserteilung in den Spinalganglien der Fall ist, im Niveau einer Ranvier'schen Einschnürung erfolgt.

Bei Säugern, wovon sich hierzu aus evidenten Gründen besonders die kleinen Spezies (und zwar Föten oder neugeborene Tiere) eignen, präsentiert sich die Teilung unter genau demselben Bilde. Im einzelnen liegen hier die Verhältnisse folgendermassen. Bekanntlich senken sich die sensibeln Wurzeln schief von der Seite her in das Rückenmark hinein. Gleich nach ihrem Eintritt sieht man sie nun in der Querebene des Rückenmarkes „kelchartig" auseinanderweichen, was zur Aufstellung besonderer „Portionen" geführt hat, wovon man am passendsten zwei unterscheiden kann, eine laterale und mediale.

1. Als laterale Portion kann man die Fasern zusammenfassen, die sich gleich an der Eintrittsstelle und medial und lateral davon, im ganzen Gebiet hinter der Rolando'schen Substanz mit Ausnahme ihrer medialsten Abteilung zum Längsverlaufe anordnen. Die laterale, schon den Übergang in die Seitenstränge vermittelnde Abteilung dieses Gebietes, die wir schon bei früheren Forschern, namentlich Foville[2]), meinem Vater[3]) und Kölliker[4]) beschrieben finden, wurde neuerdings von Lissauer[5]) als Randzone, von Waldeyer[6]) als Markbrücke, von Flechsig[7]) als laterale hintere Wurzelzone schärfer in den Vordergrund der Darstellung gerückt.

---

[1]) L. Ranvier, Recherches sur l'Histologie et la Physiologie des Nerfs Archives de Phys. normale et pathol. Tome IV, 1872.

[2]) M. Foville, Traité complet de l'anatomie, de la physiologie et de la pathologie du système nerveux cérébro-spinal. Paris 1844, p. 134 (citiert nach Waldeyer).

[3]) Jos. v. Lenhossék, Neue Untersuchungen über den feineren Bau des centralen Nervensystems des Menschen, 2. Aufl. Denkschriften der k. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. X, 1858, p. 13 u. 39.

[4]) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 5. Auflage Leipzig 1867, p. 256.

[5]) H. Lissauer, Beitrag zum Faserverlauf im Hinterhorn des menschlichen Rückenmarkes und zum Verhalten desselben bei Tabes dorsalis. Archiv f. Psychiatrie u. Nervenkrankh., Bd. 17, 1886, p. 377.

[6]) W. Waldeyer, Das Gorilla-Rückenmark. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1888, p. 21.

[7]) P. Flechsig, Ist die Tabes dorsalis eine Systemerkrankung? Neurol. Centralbl., Bd. IX, 1890, p. 74.

2. Die überwiegende Mehrzahl der Fasern, deren Komplex man als „mediale Portion“ bezeichnet, zieht bogenförmig einwärts um sich in den lateralen, dem Hinterhorn benachbarten Bezirken der Burdach'schen Stränge zu gruppieren. Die Bifurkation der sensibeln Fasern verteilt sich also auf das ganze Gebiet hinter der Rolando'schen Substanz und auf den Abschnitt der Burdach'schen Stränge, der von Westphal als „Wurzeleintrittszone“ eingeführt, von mir aus noch später zu erwähnenden Gründen als „Einstrahlungszone“ bezeichnet worden ist; die ungeteilten intramedullaren Stücke der einzelnen Fasern werden demnach von verschiedener Länge sein.

Die dargelegte Gruppierung der Fasern trifft auch für das menschliche Rückenmark zu. Die Bündel der Hinterwurzeln dringen von der Seite her schief ansteigend in das Rückenmark ein, ein kleiner lateraler Teil, aus viel zarteren Fasern bestehend (Lissauer[1]) lenkt sofort seitlich in die Randzone ab, der weitaus grössere Teil wendet sich nach innen und schlägt teils gleich hinter den medialen Abteilungen der Rolando'schen Substanz die Längsrichtung ein, teils zieht er, den inneren Rand der Rolando'schen Substanz bogenförmig umkreisend, an die mediale Seite des Hinterhorns heran, um sich hier, im Bereich eines ziemlich scharf begrenzten, vorn bis an die Knickungsstelle des Hinterhornrandes reichenden halbmondförmigen Bündels, zum Längsverlaufe anzuordnen. Dieses schon erwähnte Bündel wurde von Strümpell[2]) und namentlich von Westphal[3]) unter dem Namen „Wurzelzone“ und „Wurzeleintrittszone“ zuerst genauer berücksichtigt; es prägt sich schon histologisch als eine wohlbegrenzte Region des Hinterstrangareales aus. Eine weitere Berechtigung, es als selbständiges Bündel gelten zu lassen, liegt in dem Umstande, dass es sich bei vielen Erkrankungen der Hinterstränge, namentlich bei den sekundären aufsteigenden Degenerationen als besondere Zone kundgiebt. Auch zeichnet es sich durch die sehr frühzeitige Entwickelung seiner Markscheiden aus: ich fand es[4])

---

1) H. Lissauer, Beiträge zum Faserverlauf im Hinterhorn des menschlichen Rückenmarks und zum Verhalten desselben bei Tabes dorsalis. Archiv f. Psychiatrie, Bd. XVII, 1886, p. 377.

2) A. Strümpell, Beiträge zur Pathologie des Rückenmarkes. Archiv f. Psychiatrie, Bd. XII, 1882, p. 742.

3) C. Westphal, Anatomischer Befund bei einseitigem Kniephänomen. Archiv f. Psychiatrie, Bd. XVIII, 1887, p. 629.

4) M. v. Lenhossék, Über den Verlauf der Hinterwurzeln im Rückenmark. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXXIV, 1889, p. 157.

schon bei 28 cm langen Föten markhaltig, zu einer Zeit, wo die übrigen Teile der Hinterstränge noch marklos erscheinen. Es umfasst die noch ungeteilten Stücke der Hinterwurzelfasern sowie die ersten Abschnitte der auf- und absteigenden Teilungsschenkel. Das wesentlichste Charakteristikum des Bündels besteht aber ohne Frage, wie wir noch sehen werden, in dem Verhalten seiner Kollateralen; die Fasern dieses Bündels sind es nämlich, die die bis zu den Vorderhornzellen dringenden Reflexkollateralen abgeben, daher man dieses Areal auch als Reflexzone oder Reflexkollateralenzone der Hinterstränge bezeichnen kann. Diese anatomische Thatsache schliesst auch die Erklärung für jene Beobachtung der Pathologie in sich[1], dass wenn ein Fehlen der Sehnenreflexe bestand, die in Rede stehende Zone stets entartet gefunden wird (Westphal).

Über die Bifurkation selbst fehlt es uns noch bezüglich des menschlichen Rückenmarkes an ganz abschliessenden Erfahrungen. Die ausführlichsten Angaben nach dieser Seite hin finden sich bei v. Kölliker (Gewebelehre, 6. Auflage, II. Band, p. 76). v. Kölliker bemerkt, dass er nicht die genügenden Erfahrungen besitze, um die Frage zu entscheiden, ob bei dem Menschen ausnahmslos alle sensibeln Fasern der Cajal'schen Teilung unterliegen (was Golgi[2]) aufs entschiedenste bestreitet), oder nur ein Teil davon, setzt aber hinzu, dass er an den ihm vorliegenden Präparaten, worunter sich Längsschnitte aus dem Rückenmarke von menschlichen Embryonen aus dem 4., 5. und 6. Monate befinden, keine Wurzelfaser nachzuweisen im stande sei, die sich nicht teilte.

In der Fig. 45 habe ich aus einem Längsschnitte des menschlichen Rückenmarkes eine Anzahl von Teilungen zur Ansicht gebracht; man erkennt daran die typische, regelmässige Y-Form der Faser-Gabelungen. Was aber dem aufmerksamen Beobachter auf dem Bilde auffallen muss, ist der Umstand, dass die beiden Teilungsschenkel in den wenigsten Fällen von gleicher Stärke sind, vielmehr bei den meisten der eine in dieser Beziehung hinter dem anderen beträchtlich zurückbleibt. Es gelang mir, bestimmt festzustellen, dass der dünnere Teilungsast der absteigende ist. In einigen Fällen erscheint er so zart, dass man ihn geradezu als einen nach unten abbiegenden Kollateral-

---

[1]) Vergl. hierüber M. Sternberg, Die Sehnenreflexe und ihre Bedeutung für die Pathologie des Nervensystems. Wien 1893, p. 36.

[2]) C. Golgi, La rete nervosa diffusa degli organi centrali del sistema nervoso. Rendiconti del Ist. Lombardo, Ser. II, Vol. XXIV. — Sammelwerk p. 251.

ast auffassen könnte. Indessen scheint hier kein typisches Verhalten, sondern mehr nur eine zufällige Erscheinung vorzuliegen, denn v. Kölliker konnte an seinen Präparaten nichts von einem Kaliberunterschied der beiden Teilungsschenkel wahrnehmen. Dies kommt unserem Erklärungsbedürfnis etwas unwillkommen. Denn hätte sich jene Wahrnehmung bestätigt, so wäre eine Er-

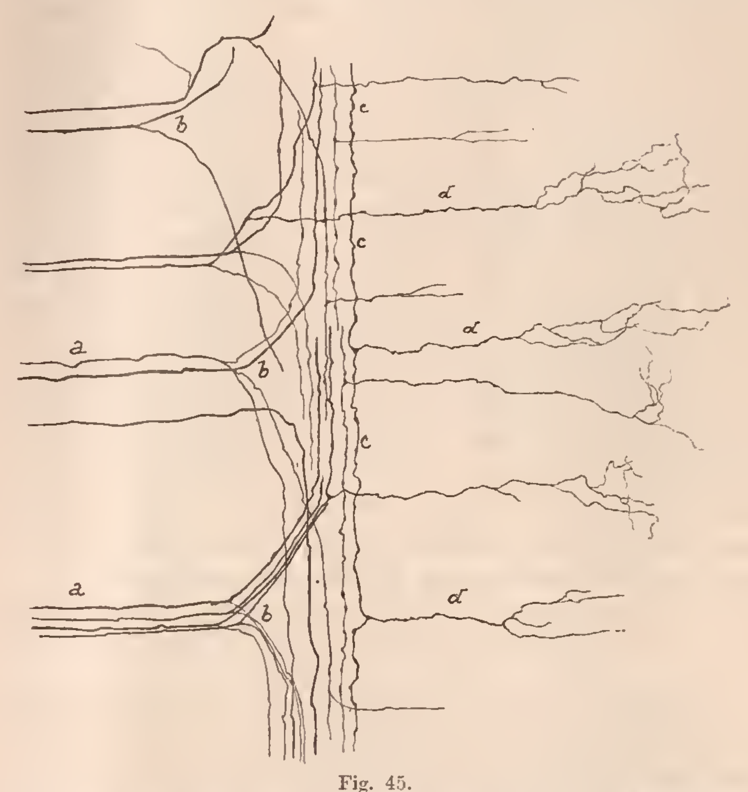


Fig. 45.
Aus einem sagittalen Längsschnitt des Rückenmarkes eines 20 cm langen menschlichen Embryos. a Fasern der medialen Hinterwurzelabteilung, b deren Bifurkation im vordersten Abschnitt der Roland o'schen Substanz, c Längsfasern des Burdach-schen Stranges, d Kollateralen.

klärung gefunden gewesen für die Thatsache, dass bei Läsionen der Hinterwurzeln der so mächtigen aufsteigenden Degeneration eine viel schwächere, oft selbst in der Nähe der lädierten Wurzel gerade nur angedeutete absteigende Degeneration gegenübersteht. Wenn sich alle sensibeln Fasern teilen und die beiden Teilungsäste gleich stark sind, so ist nicht einzusehen, warum die sekundäre Entartung über und unter der Eintrittsstelle der Wurzel in

quantitativer Hinsicht nicht das gleiche Bild darbietet. — Übrigens möchte ich erwähnen, dass schon Cl. Sala am Batrachierückenmarke von einer analogen Beobachtung berichtet.

Die Teilungsäste der sensibeln Fasern, die ich mit Rücksicht auf die von ihnen abgegebenen Kollateralen als auf- und absteigende Stammfasern bezeichnen möchte, werden nun als Längsfasern Bestandteile der Hinterstränge, ja wir dürfen letztere auf Grund pathologischer Erfahrungen zum überwiegenden Teile auf die direkten Fortsetzungen der hinteren Wurzeln zurückführen.

Wie weit erstreckt sich der longitudinale Lauf der beiden Stammfasern und wie gruppieren sich ihre Komplexe während ihres longitudinalen Laufes in den Hintersträngen? Hier stehen wir einer Frage gegenüber, zu deren Entscheidung die Methoden der anatomischen Forschung unzureichend sind, hauptsächlich aus dem Grunde, weil die Distanzen, um die es sich handelt, die Dimensionen mikroskopischer Schnitte weitaus übertreffen. Erfreulicherweise findet hier die histologische Forschung eine ausgiebige Ergänzung durch die lehrreichen Aufschlüsse, die auf pathologischem Gebiet gewonnen worden sind. Ist es uns versagt, dem Lauf der Faser im gesunden Zustand im Gewirr der Hinterstränge zu folgen, so wird dies möglich, sobald sie sich durch ihre krankhaft entartete Beschaffenheit von ihrer Umgebung abhebt[1]). Die Arbeiten, die hier in Betracht kommen, lassen sich ihrem Inhalte nach in zwei Kategorien teilen:

1. Untersuchungen über die anatomischen Veränderungen, die sich im Marke einstellen nach experimenteller Durch-

[1]) Wir sind in der letzten Zeit in den Besitz einer zur Darstellung degenerierten Fasern vorzüglich geeigneten Methode gelangt, die in dieser Beziehung der Weigert'schen Färbung an Vollkommenheit und dabei auch an Einfachheit der Behandlungsweise überlegen ist: es ist das die von Marchi und Algeri eingeführte Methode (Sulle degenerazioni discendenti consecutivi a lesioni della corteccia cerebrale. Rivista sperim. di fren. XI, 1885). Sie besteht kurz in folgendem: Dem 8 Tage bis 3 Monate in Müller'scher Flüssigkeit gehärteten Objekt werden möglichst kleine Stücke entnommen, für 5—12 Tage in ein Gemisch von Müller'scher Flüssigkeit 2 T. und 1% Osmiumsäure 1 T. verbracht und dann eingebettet und geschnitten. Die normalen Fasern nehmen dabei eine gelbe oder bräunliche Färbung an, während die in Entartung begriffenen durch ihren Gehalt an intensiv schwarz gefärbten Myelinkörnchen scharf hervortreten. Der der Färbung zu Grunde liegende chemische Vorgang dürfte nach Singer und Münzer darin bestehen, dass das normale Nervenmark mit dem chromsauren Kali eine Verbindung eingeht, wodurch es die Fähigkeit, sich mit Osmium schwarz zu färben, verliert, während die Zerfallsprodukte des Nervenmarkes dieser Verbindung nicht zugänglich sind und

schneidung der Hinterwurzeln oder der Hinterstränge. Es liegt auf der Hand, dass die Erfahrungen, die sich auf die Rückenmarksveränderungen nach Durchtrennung der Hinterwurzeln allein beziehen, exaktere Schlüsse gestatten werden, als diejenigen, denen Fälle zu Grunde liegen, wo das Rückenmark selbst ganz oder nur teilweise durchschnitten wurde, denn im letzteren Falle wird es stets schwer zu entscheiden sein, wie viel von den Degenerationen der Hinterstränge auf Rechnung der Hinterwurzelläsionen und wie viel auf die der Hinterhornzerstörung zu setzen sei. Als Versuchstiere dienten hauptsächlich: Meerschweinchen, Katze, Hund, Affe. Die wichtigsten Arbeiten in dieser Richtung stammen von: Schiefferdecker (1876), Singer (1881), Kahler (1882), Löwenthal[1]) (1885 und 1888), Wagner[2]) (1886), Borgherini[3]) (1886), Tooth[4]) (1889), Oddi und Rossi[5]) (1890), Singer und Münzer[6]) (1890), Berdez[7]) (1892).

2. Pathologisch-anatomische Beobachtungen an erkrankten menschlichen Marken in Fällen, wo ein Unfall oder ein Krankheitsprozess (Kompression der hinteren Wurzeln oder des Rückenmarkes durch Geschwülste, Wirbelkaries oder dergleichen oder Myelitis) dieselben Bedingungen, wie sie in jenen Versuchen künstlich erstrebt werden, hergestellt und somit auch dieselben

daher die schwarze Osmiumfärbung annehmen. Siehe darüber die auf p. 6 in der Fussnote erwähnten Werke, sowie Singer und Münzer, Abh. d. Wiener Akad. Bd. 57, 1890, p. 569 und E. Redlich, Zur Verwendung der Marchischen Färbung bei pathologischen Präparaten des Nervensystems. Centralbl. f. Nervenheilkunde und Psychiatrie. Jahrg. XV, 1892, p. 111.

1) N. Löwenthal, Dégénerations secondaires ascendantes etc. Revue médicale de la Suisse romande, 1885, p. 572. — Derselbe: Contrib. expérim. à l'étude des atroph. secondaires du cordon postérieur. Receuil. zool. suisse. 1888, Tome IV, p. 112.

2) J. Wagner, Zur Anatomie des Rückenmarks und der Medulla oblongata. Centralbl. f. Nervenheilkunde und Psychiatrie, Jahrg. 1886, p. 99.

3) A. Borgherini, Beitr. z. Kenntnis d. Leitungsbahnen im Rückenmark. Mitt. aus d. Inst. f. allg. u. exper. Pathol. in Wien, 1886, I.

4) H. H. Tooth, The Gulstonian lectures on secondary degeneration of the spinal cord. London 1889.

5) R. Oddi e U. Rossi, Sul decorso delle vie afferenti del midollo spinale. R. Istit. di studi super. pratici in Fireuze. 1891. (Siehe auch in Archives italiennes de Biologie, Tome XIII, 1890, p. 382, sowie in Monitore zool. italiano, anno 1°, 1890, p, 55.)

6) J. Singer und E. Münzer, Beitrag zur Anat. d. Centralnervensystems. Abh. d. Wiener Akad. Bd. 57, 1890, p. 569.

7) Berdez, Recherches expérimentales sur le trajet des fibres centripètes dans la moëlle épinière. Extrait de la Revue médicale de la Suisse romande, Année 12, 1892, No. 5.

Effekte hervorgerufen hatte. Auch hier gilt das oben Gesagte: Rückenmarksdegenerationen, die auf isolierter extramedullärer Hinterwurzelläsion beruhen, wie etwa Pfeiffer's erster Fall und die beiden Fälle von Sottas sind als „reinere Fälle" zu betrachten. Von den zahlreichen Forschern, deren Namen wir hier begegnen, seien nur erwähnt: Türck[1]) (1851), dessen bahnbrechende Arbeiten den Ausgangspunkt für diese Seite der Forschung bildeten, dann Bouchard[2]) (1866), Kahler und Pick[3]) (1880 u. 1882), Schultze[4]) (1883), Hofrichter[5]) (1883), Barbacci[6]) (1890), Pfeiffer[7]) (1891), Bruns[8]) (1893), Schaffer[9]) (1894), Sottas[10]) (1894).

Alle diese Beobachtungen ergeben nun in sehr übereinstimmender Weise, dass die Läsion sowohl der hinteren Wurzeln wie der dorsalen Partieen des Rückenmarkes stets eine weiter fortschreitende Entartung im Rückenmarke veranlasst, die ihren Hauptsitz in den Hintersträngen hat. Von der Läsionsstelle ausgehend, pflanzt sich der destruktive Vorgang der Hauptsache nach in aufsteigender Richtung fort — daher die von Türck eingeführte Bezeichnung: aufsteigende sekundäre Degeneration — und kann sich, falls ihm zu seiner Entwickelung die

1) L. Türck, Über sekundäre Erkrankung einzelner Rückenmarksstränge u. ihrer Fortsetzung zum Gehirn. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1851, Bd. 11, p. 93.

2) Bouchard, Des dégénerations secondaires de la moëlle épinière. Archives gén. de médecine. 1886. Tome I, p. 272 et 11 p. 273.

3) O. Kahler u. J. Pick, Weitere Beiträge zur Pathologie und pathologischen Anatomie des Centralnervensystems. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 10, 1880, p. 179. — O. Kahler, Über die Veränderungen etc. Zeitschr. f. Heilkunde, Bd. 3, 1882, p. 187.

4) F. Schultze, Beitrag zur Lehre von der sekundären Degeneration im Rückenmark des Menschen. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 14, 1883, p. 359.

5) E. Hofrichter, Über aufsteigende Degeneration des Rückenmarkes. Inaug. Dissert., Jena 1883.

6) O. Barbacci, Le degenerazioni sistematiche secondarie ascendenti del midollo spinale. Rivista sperim. di Freniatria Vol. 17, 1891, p. 263. — Ferner: Die sekundären systematischen aufsteigenden Degenerationen des Rückenmarks. Centralbl. f. path. Anatomie, 1891.

7) R. Pfeiffer, Zwei Fälle von Lähmung der unteren Wurzeln des Plexus brachialis (Klumpke'sche Lähmung). Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde, Bd. 1, 1891, p. 345.

8) L. Bruns, Über einen Fall totaler traumatischer Zerstörung des Rückenmarkes an der Grenze zwischen Hals- und Dorsalmark. Archiv für Psychiatrie, Bd. XXV, 1893, p. 759.

9) K. Schaffer, Beitrag zur Histologie der sekundären Degeneration. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XLIII, 1894, p. 252.

10) J. Sottas, Contribution à l'étude des dégénérescences de la moëlle consécutives aux lésions des racines postérieures. Revue de médecine, 1893, p. 290.

gehörige Zeit gegeben ist, allerdings unter erheblicher Abnahme, bis in das Gebiet des verlängerten Markes hinauf erstrecken, um erst in der Höhe der bekannten Hinterstrangkerne (Nucleus funiculi gracilis et cuneati) sein Ende zu finden. Hierbei nimmt das Degenerationsfeld auf dem Querschnitte je nach der Höhe des Rückenmarkes ein verschiedenes Gebiet ein. Über der Stelle der Beschädigung oder über der Eintrittsstelle der lädierten Wurzel stösst es direkt an den medialen Rand des Hinterhorns, sich diesem als halbmondförmiges Bündel anlegend, d. h. es entspricht genau dem Bezirke der schon oben gekennzeichneten „Einstrahlungszone". Weiter nach oben wird es durch die successiv eintretenden höher gelegenen Wurzeln, die nun jene Zone in Anspruch nehmen, allmählich von dem Hinterhorn weg gegen die Mittellinie hingedrängt; hierbei nimmt es unter steter Volumenabnahme mehr und mehr eine schmale Form an (vergl. Pfeiffer, Sottas und C. Mayer[1]), dehnt sich auch in sagittaler Richtung aus, so dass es nun mit seinem vorderen Ende bis an die hintere Kommissur reicht. Hat es sich um eine Erkrankung der Lumbal- oder Sakralwurzeln gehandelt, so sehen wir das degenerierte Bündel schliesslich ganz an das Septum posterius heranrücken, ohne jede Berücksichtigung der Grenze der Goll-schen Stränge; die Hinterstränge verhalten sich in dieser Beziehung als ein einheitliches Ganzes, und es ergiebt sich, dass sich auch die Goll'schen Stränge wenigstens zum überwiegenden Teile aus Hinterwurzelfasern aufbauen. Bei der Degeneration der Cervikal- und Dorsalwurzeln hingegen scheint das entartete cerebralwärts aufsteigende Bündel nie weiter nach innen als höchstens bis zur lateralen Grenze der Goll'schen Stränge zu rücken. Dies ergeben wenigstens die sehr überzeugenden Befunde von Pfeiffer und Sottas, während andere Beobachter, wie Hofrichter und Barbacci auch den aufsteigenden Fortsetzungen der Halswurzeln einen Anteil an der Bildung der Goll'schen Stränge zuschreiben. Nach den bisher als massgebend erachteten Untersuchungen von Singer und Münzer soll hierbei einem jeden Nerven für seine sich allmählich durch Abgabe von Fasern an die graue Substanz erschöpfenden centralen Fortsetzungen ein bestimmtes Areal auf dem Querschnitte der Hinterstränge zukommen in der Weise, dass die Faserbündel der weiter oben eintretenden hinteren Wurzeln sich schichtenweise immer lateral an die Fortsetzungen ihrer Vor-

[1]) C. Mayer, Zur pathologischen Anatomie der Rückenmarkshinterstränge. Jahrbücher f. Psychiatrie u. Nervenheilk., Bd. XIII, 1894, p. 1.

gängerinnen angliedern. Nach neueren Resultaten aber, die von Mayer erzielt wurden, soll dieser Ausspruch insofern eine kleine Korrektur erfahren müssen, als in den Goll'schen Strängen wahrscheinlich eine Vermehrung der verschiedenen, dem unteren Rückenmarksabschnitt entstammenden Wurzelderivate, die diese Stränge bilden, stattfindet. Noch weiter geht in dieser Beziehung Schaffer, der auf Grund der Beobachtungen, die er in einem Falle von Querläsion des Rückenmarkes machte, eine solche Vermischung schon im Burdach'schen Strange annimmt, indem dieser Strang nach ihm im Cervikalteil nicht nur, wie es Singer's Lehre besagt, Fortsetzungen der Cervikalwurzeln, sondern auch solche der Lumbal- und Sakralwurzeln enthalte.

Indes von mehreren Seiten sind Erfahrungen bekannt geworden, aus denen hervorgeht, dass zu den Folgeerscheinungen, die sich an eine Zerstörung der sensibeln Leitungsbahnen anschliessen, ausser der aufsteigenden auch noch eine allerdings viel unansehnlichere absteigende Entartung der Hinterstränge gehört, eine Thatsache, die sich mit unseren neuen Aufschlüssen über das Verhalten der hinteren Wurzelfasern im Marke, namentlich mit dem Nachweis absteigender Teilungsschenkel sehr gut vereinigen lässt. Die ersten ausführlicheren Mitteilungen hierüber verdanken wir F. Schultze (a. a. O. p. 379) aus dem Jahre 1883, doch konnte sich dieser Forscher schon auf einige frühere einschlägige Andeutungen bei Westphal,[1] Kahler und Pick (a. a. O. p. 200) und Strümpell[2]) berufen. Schultze vermochte in vier Fällen, bei denen das Rückenmark zerstört worden war, die absteigende Entartung eines sichelförmigen Bündelchens in den Burdach'schen Strängen nachweisen, das parallel mit dem medialen Rand der Hinterhörner, aber durch weisse Substanz davon getrennt seine Lage hatte, ohne vorn bis zur hinteren Kommissur und hinten zur Peripherie des Rückenmarkes zu reichen. Schultze gab dieser Entartungserscheinung, die sich übrigens in keinem seiner Fälle weiter als bis zur Tiefe von 2,5 cm unterhalb der Läsionsstelle, kaum bis zum nächstunteren Wurzelgebiet erstreckt hatte, den sehr bezeichnenden Namen „kommaförmige Degeneration der Hinterstränge". Von

[1]) C. Westphal, Über eine Kombination von sekundärer, durch Kompression bedingter Degeneration des Rückenmarks u. s. w. Archiv f. Psych., Bd. 10, 1880, p. 791.

[2]) A. Strümpell, Beiträge zur Pathologie des Rückenmarkes. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 10, 1880, p. 694.

den neuesten Forschern berichten namentlich Barbacci, Oddi und Rossi, Berdez, Tooth, Schmaus, Daxenberger, Bruns und Schaffer über ähnliche Befunde, doch lassen die Mitteilungen dieser Beobachter leider sehr wenig Übereinstimmung erkennen, was vielleicht teils auf die Verschiedenheit des Untersuchungsobjektes, des Färbungsverfahrens (Weigert, Marchi) und der Höhe der Läsionsstelle, teils auch darauf zurückzuführen ist, dass es sich bei einigen davon bloss um Durchschneidung der hinteren Wurzeln, bei anderen um den Effekt der Zerstörung des ganzen Rückenmarksquerschnittes handelt. Ein kommaförmiges Bündel ganz genau in derselben Form, wie es Schultze beschreibt, hat nur Tooth nachweisen können. In den Fällen von Berdez, Schmaus, Daxenberger, Bruns und Schaffer (zweiter Fall) erschien der Degenerationsstreifen sowohl nach vorn wie nach hinten viel ausgedehnter, indem er bis an die hintere Kommissur und die hintere Peripherie herantrat, in Daxenberger's Fall sich sogar in der hinteren Zone der Hinterstränge etwas ausbreitete. In den Fällen von Daxenberger und Schaffer (II. Fall) war neben der kommaförmigen Degeneration auch noch ein Faserausfall zu beiden Seiten des hinteren Septums nachzuweisen, eine Erscheinung, die gerade in den „reinsten Fällen“ (Durchschneidung der hinteren Wurzeln) die einzige Veränderung bildete. Damit kontrastiert aber wieder der erste Fall Schaffer's, wo alle Abschnitte der Hinterstränge absteigend entartet schienen, mit Ausnahme gerade dieser medianen Zone.

Es ist nach all dem sehr schwierig, sich eine entschiedene Vorstellung zu bilden von der Lage, die die absteigenden sensibeln Teilungsäste in den Hintersträngen einnehmen. Trotz der teilweise widersprechenden Angaben glaube ich es noch immerhin als das wahrscheinlichste bezeichnen zu dürfen, dass das mittlere Gebiet der Burdach'schen Stränge, ungefähr die Gegend des Schultze'schen Kommabündels und vielleicht auch das hintere Feld, die Bezirke sind, in denen sich diese Äste zum Längsverlaufe anordnen. Man kann sich den mechanischen Vorgang ihrer Gruppierung bei der Annahme einer der Bifurkation näher gelegenen Stelle viel leichter vorstellen, als wenn man annimmt, dass sie bis zur Mittellinie hinlaufen, um erst da umzubiegen, wofür übrigens auch direkte histologische Anhaltspunkte vorhanden sein müssten. Eine besondere Schwierigkeit würde nach dieser Seite hin der Cervikalteil darbieten, wo ja die medianen Teile des Hinterstranges (Goll'scher Strang) durch ein Gliaseptum von dem Teilungsgebict der sensibeln

Fasern getrennt sind. P. Marie hat das kommaförmige Bündel bei mehreren Anlässen[1]) in einer anderen Weise gedeutet: er nahm an, dass hier ein Fasersystem vorliege, das sich aus den Nervenfortsätzen der im Hinterhorn befindlichen Hinterstrangzellen zusammensetzt. Ich kann dieser Ansicht in dieser Form wenigstens aus dem Grunde nicht beipflichten, weil ich die aus den Zellen der Hinterhörner in die Burdach'schen Stränge eintretenden Fasern für viel zu spärlich halte, als dass sie an sich ein so starkes, wohlumgrenztes Bündel bilden könnten: hingegen könnte ich gegen die Vermutung, dass in diesem Gebiet neben den auf die Hinterwurzeln zurückzuführenden Fasern auch noch sporadisch solche enthalten sind, die den Zellen der Hinterhörner entstammen, nichts Positives einwenden, ja ich glaube vielmehr, dass Marie das Richtige getroffen hat, wenn er diese Fasern in dieses Feld lokalisiert. Marie's Ansicht findet in einer soeben erschienenen Arbeit von Gombault und Philippe[2]) eine Stütze.

Nach diesen Erfahrungen, auf deren weitere Einzelheiten hier nicht eingegangen werden kann, wird man sich also das Verhalten der beiden Stammfasern folgendermassen vorzustellen haben: 1. Die absteigenden Teilungsäste erreichen vermutlich schon nach kürzerem Verlauf durch Einbiegung in die graue Substanz ihr Ende. Schultze vermochte deren Degeneration in keinem seiner 4 Fälle weiter als bis zur Tiefe von 2,5 cm unterhalb der Läsionsstelle, kaum bis zum nächstunteren Wurzelgebiet zu verfolgen, während Berdez allerdings beim Meerschweinchen „au-dessous de la lésion, même à une grande distance" noch degenerierte Elemente fand, allein, wie seine Figuren zeigen, in sehr spärlicher Zahl. In Schaffer's Fall freilich war die Entartung ein gutes Stück nach unten zu verfolgen: von der Läsionsstelle (XI. Dorsalwirbel) bis zum Conus terminalis (I. Lumbalwirbel), und zwar unter allmählicher Reduktion, woraus man auf ein successives Einbiegen der Fasern

[1]) P. Marie, Leçons sur les maladies de la moëlle. Paris 1892, p. 42. — Derselbe: De l'origine exogène ou endogène des lésions du cordon postérieur étudiées comparativement dans le tabes et dans le pellagre. La semaine médicale. 14e année, 1894, p. 17. — Derselbe: Étude comparative des lésions médullaires dans la paralysie générale et dans le tabes. Gazette des Hopitaux, 67e Année, 1894, p. 55. — Derselbe: De l'origine poliomyelitique d'un certain nombre des lésions etc. Bulletin de la Soc. méd. des Hopitaux de Paris, 12. janvier 1894.

[2]) A. Gombault et Philippe, Contribution à l'étude des lésions systématisées dans les cordons blancs. Archives de Médecine expérimentale 1894, p. 365.

in die graue Substanz schliessen darf. 2. Die aufsteigenden Stammfasern lenken nicht in gleichem Niveau, sondern stufenweise in verschiedenen Höhen in die Hinterhörner ein, und zwar beginnt ihre Einstrahlung bald oberhalb der Bifurkationsstelle, um aber erst in der Höhe des Calamus scriptorius durch Eintreten der letzten Fasern in die Hinterstrangkerne ihren Abschluss zu finden. Weist auch die gleichmässige Abnahme des Degenerationsfeldes nach oben darauf hin, dass es sich um eine kontinuierliche Reihe von Einstrahlungen handelt, so kann man doch mit Singer und Münzer zur Erleichterung des Verständnisses dreierlei Fasergattungen unterscheiden, die in dem beistehenden, von P. Marie[1]) entworfenen Schema (Fig. 46) dargestellt sind: 1. kurze, a., 2. mittlere, b. und 3. lange Fasern, c. Die langen Fasern nehmen hauptsächlich die inneren und vorderen Teile des Burdach-schen Stranges und den Goll-schen Strang in Anspruch.

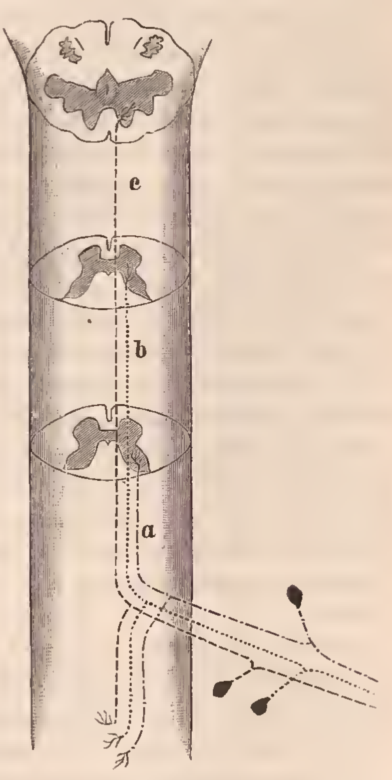


Fig. 46.
Schema des Verlaufs der sensibeln Fasern in den Hintersträngen. a kurze, b mittlere, c lange Fasern. Nach Pierre Marie (Leçons sur les Maladies de la Moëlle. Paris 1892, Fig. 48, p. 45.

Die Endigung der Stammfasern muss unbedingt in Gestalt freier, sich zwischen den Nervenzellen der grauen Substanz verästelnder Endbäumchen erfolgen, da alle Fasern, die man aus den Hintersträngen in die graue Substanz einstrahlen sieht (mit Ausnahme der von mir und Cajal beim Hühnchen entdeckten „motorischen Hinterwurzelfasern“) eine solche Endigungsweise erkennen lassen; darauf kann man auch aus dem analogen Verhalten

[1]) Aus dessen auch für den Anatomen ausserordentlich wertvollem Werke: Leçons sur les maladies de la moëlle. Paris 1892, Fig. 48, p. 45.

der Kollateralen schliessen. Ganz abschliessende Anschauungen sind hier allerdings wegen der grossen Entfernung zwischen Bifurkationsstelle und Endigung, infolge dessen man sie nie auf demselben Längsschnitte im Zusammenhange erhalten kann, noch nicht erzielt. Was man sehen kann, ist, wie das besonders Kölliker (Rückenmarksarbeit p. 14, Handbuch p. 76) dargelegt hat, soviel, dass einzelne Längsfasern der Hinterstränge teils nach distalwärts, teils nach proximalwärts gerichtetem Verlauf unter rechtem Winkel umbiegen und in die Rolando'sche Substanz eintreten, um sich manchmal schon in ihr, in der Regel aber im Gebiet vor ihr in feine, frei auslaufende Äste aufzufasern. Da aber die Hinterstränge ohne Frage zum überwiegenden Teile aus den Fortsetzungen der hinteren Wurzel bestehen, müssen diese Kölliker'schen Einbiegungen wenigstens zum grossen Teile (die Hinterstränge enthalten auch spärliche Fasern anderer Herkunft) den Endigungen der Stammfasern entsprechen. — Es mag übrigens bemerkt sein, dass es nicht richtig wäre, gerade auf die beiden Endspitzen der sensibeln Stammfasern in anatomischer oder physiologischer Hinsicht ein besonderes Gewicht zu legen. Alle Kollateralen stellen successive Endigungen der Stammfasern dar, in die sich diese während ihres Längsverlaufs stufenweise erschöpfen, und das eigentliche Ende der Faser ist gleichsam als ihr letzter Kollateralast aufzufassen. Daher gilt das, was über die Endigungsweise der Kollateralen mitgeteilt werden soll, auch für die Endäste der Stammfasern.

Mit Recht nennt v. Kölliker die Kollateralen „eine der bemerkenswertesten Eigentümlichkeiten der feineren Struktur des Markes, die auch in physiologischer Beziehung als eine der bedeutungsvollsten erscheint“. Kollateralen kommen, wie das hier vorweg erwähnt sein mag, auch den Längsfasern der anderen Stränge, auch im Bereich des verlängerten Markes (Kölliker) zu, uns interessieren hier aber zunächst nur die Kollateralen der Hinterstränge, d. h. die sensibeln Kollateralen. Schon der ungeteilte Stamm der sensibeln Faser kann nach einer Entdeckung von Cajal beim Hühnchen 1 bis 3 solche Ästchen abgeben. In Figur 45, die sich auf das menschliche Rückenmark bezieht, erkennen wir nur an einer einzigen Faser ein solches Verhalten. Hier scheinen sie also nicht in allen Fällen schon an dem ungeteilten Stück vorzukommen. Konstant sind sie indes an den beiden Teilungsästen, d. h. an der auf- und absteigenden Stammfaser und sind dann, wie es scheint, in ungefähr gleichen Distanzen ange-

bracht. Wie gross die Zahl der Kollateralen ist, die eine Faser während ihres ganzen Verlaufes aus sich hervorgehen lassen kann, ist einstweilen nicht zu bestimmen und wird wohl auch wegen der Unmöglichkeit, eine Faser in ihrer ganzen Ausdehnung auf einen Schnitt zu bekommen, nicht so bald ermittelt werden können. Offenbar ist die Zahl verschieden, je nach der Länge der Stammfasern; solche, die längere Gebiete des Markes durchziehen, entwickeln gewiss eine beträchtliche Anzahl von Kollateralen. Vermochte doch Kölliker an ein und derselben Faser eines Längsschnittes, die doch gewiss kaum einige Millimeter umfassen konnte (beim Embryo), nicht weniger als neun Kollateralen nachzuweisen.

An einer im letzten Jahre hergestellten Anzahl von Präparaten aus dem Cervikalmark 30—35 cm langer Föten gelang es mir, zwei wie mir scheint nicht unwesentliche Thatsachen festzustellen:

1. Der Reichtum an Kollateralen ist nicht in allen Teilen des Hinterstranges der gleiche und es scheinen überhaupt nicht alle Teile mit solchen ausgestattet zu sein. Am zahlreichsten kommen sie den Elementen der schon erwähnten „Einstrahlungszone“ d. h. dem an das Hinterhorn von der Eintrittsstelle der hinteren Wurzel bis zur vorderen Knickungsstelle seines medialen Randes direkt anliegenden Gebiet zu. Auch die mittleren und vorderen Gebiete des Burdach'schen Stranges weisen wenn auch viel spärlicher Kollateralen auf; viel seltener finden sich schon solche in dessen hinteren peripherischen Zonen (in Flechsig's „hinterer medialer Wurzelzone“).

An den Goll'schen Strängen ist es mir nie gelungen, Kollateralen nachzuweisen, selbst wenn sich die Kollateralen der übrigen Hinterstrangfelder reichlich imprägniert hatten, sodass ich, so lange als mir der Gegenbeweis nicht erbracht wird, daran festhalten muss, dass die Fasern dieses Bündels der Kollateralen entbehren. Zieht man das in Betracht, was oben in Bezug auf die Gruppierung der intramedullaren Fortsetzungen der Hinterwurzeln dargelegt wurde, so scheint der Satz gerechtfertigt, dass die ganz langen aufsteigenden sensibeln Fasern nicht in ihrer ganzen Ausdehnung Kollateralen besitzen, sondern nur bis in eine gewisse Entfernung von der Bifurkationsstelle hin. Der cytodistale Teil des Axons scheint der Kollateralen ganz zu entbehren. — Hier ist zu bemerken, dass auch v. Kölliker (Gewebelehre, 6. Aufl. II, p. 84) bezüglich der Hinterstränge mitteilt, dass „hie und da an scheinbar gut gelungenen Präparaten Faserabschnitte vorkommen, die keine oder fast keine Kollateralen zeigen“.

2. Die Kollateralen zeigen je nach den einzelnen Abteilungen der Hinterstränge, aus denen sie entspringen, in ihrer Verlaufsrichtung und ihrer Anordnung gewisse typische Verschiedenheiten. So entspringen die Reflexkollateralen alle aus der „Einstrahlungszone", diejenigen für die Clarke'schen Säulen aus den mittleren Zonen der Burdach'schen Stränge u. s. w. Schon Flechsig[1]) giebt Andeutungen über diese Verhältnisse, freilich mit anderen Worten, indem er nicht von Kollateralen, sondern von direkten Einbiegungen der Hinterstrangfasern spricht. Da die verschiedenen Abteilungen der Hinterstränge, wie wir sahen, verschiedenen Verlaufsstrecken entsprechen, gelangt man zum Schlusse, dass die sensible Faser während ihres Längsverlaufes in typischer Weise von Strecke zu Strecke zu verschiedenen Bezirken der grauen Substanz durch ihre Kollateralen in Beziehung tritt.

Über das Aussehen, den Typus der Kollateralen gewährt Figur 45 eine Vorstellung, und das Bild gilt wohl auch in der Hauptsache für die Kollateralen sämtlicher Längsstränge. Sie lösen sich von den Stammfasern als bedeutend zartere Äste unter rechtem Winkel mit je einer kleinen kegelförmigen Verdickung ab und zwar nach Cajal's Angabe jeweilen an der Stelle einer Ranvier'schen Einschnürung. Der Mehrzahl nach sind sie jedenfalls mit Markscheiden versehen (die sich an ihnen viel später anlegen, als an den Stammfasern), bis auf ihre Endverzweigungen, die in der Regel nackt sind (Cajal). Sehr häufig, man möchte sagen regelmässig, veranlasst ihr Ursprung an der Längsfaser eine kleine, winklige, nach der grauen Substanz hin gerichtete Knickung, doch können sie sich von der Stammfaser auch abzweigen, ohne deren Verlauf im Geringsten zu alterieren.

Die Kollateralen gehören ihrem Verlaufe nach alle der Querebene des Rückenmarkes an, daher ihre topographische Verteilung und ihre Endschicksale am schönsten auf Querschnitten zur Darstellung gelangen. Sofort nach ihrem Ursprunge betreten sie die graue Substanz. Die Einstrahlung der sensibeln, d. h. der aus den Hintersträngen entspringenden Kollateralen in die Hinterhörner ist sehr reichhaltig. Man sieht sie teils einzeln, teils zu dünneren und breiteren Bündeln vereinigt die Rolando'sche Substanz in ansehnlicher Zahl meridianartig durchsetzen, wodurch diese sowohl an Golgi'schen, wie an Weigert'schen und auch anderen Schnitten ihr bekanntes streifiges Aussehen gewinnt. Indes ist die Rolando-

[1]) P. Flechsig, Ist die Tabes dorsalis eine „System-Erkrankung"? Neurol. Centralbl., 1890, p. 33.

sche Substanz nicht die einzige, ja sogar nicht die Hauptpforte, die sie zum Eintritt in die graue Substanz benützen. Die meisten Kollateralen und zwar die des eigentlichen Burdach'schen Stranges, sammeln sich vielmehr am medialen Rand der Hinterhörner, vor der Rolando'schen Substanz zu einem stärkeren Bündel, das mit zierlicher Biegung in die graue Substanz eindringt, um darin mehr nach vorn, gegen die Clarke'schen Säulen und das Vorderhorn hin auszustrahlen.

In der grauen Substanz endigen die Kollateralen alle mit freien, sich zwischen deren Zellen ausbreitenden Verzweigungen, die man „Endbäumchen" genannt hat, ob diese Bezeichnung gleich ihren Verästelungstypus nicht treffend wiedergiebt. Es handelt sich nämlich nicht so sehr um regelmässige, etwa pinsel-, quasten- oder bäumchenartige Bildungen, als welche sie hin und wieder gekennzeichnet worden sind, auch nicht um regelmässige „Endkörbe" um die Nervenzellen herum, als vielmehr um in der Regel spärliche, wiederholte, dichotomische Teilungen der Fasern, wobei die Äste die Tendenz haben, unregelmässig auseinander zu flattern. Die Zweige erscheinen dabei fortwährend feiner und verlieren sich schliesslich in sehr zarte, mit kaum wahrnehmbaren Varikositäten besetzte Endspitzen. Übrigens wechselt die Form der „Endbäumchen" und vor allem der Reichtum ihrer Äste einigermassen je nach der Lokalität; so lassen z. B. die Verzweigungen der in den Clarke'schen Säulen endigenden Kollateralen eine besonders komplizierte Beschaffenheit erkennen.

An welchen Stellen, innerhalb welcher Zellgruppen findet die Endverästelung der sensibeln Kollateralen statt? Die Antwort hierauf kann summarisch in folgenden Worten zusammengefasst werden: ihre Endigungen verteilen sich fast über alle Punkte der grauen Substanz, aber nur derselben Markhälfte, nur ein verschwindend geringer Teil geht auf dem Wege der hinteren Kommissur auf die andere Seite hinüber, um im Bereich des Hinterhorns sein Ende zu finden. Indes müssen wir bei dem hohen Interesse, das der Gegenstand bietet, uns auf weitere Einzelheiten einlassen und die Endigung der Kollateralen nach den einzelnen Regionen der grauen Substanz, wo sie erfolgt, gesondert ins Auge fassen:

1. Am ausgiebigsten dürfte die Endigung im Bereich der Hinterhörner und der mittleren Abschnitte der grauen Substanz sein. Die hierher gehörigen Kollateralen zeigen eine

verschiedene Provenienz und erfordern wieder nach den Verschiedenheiten ihres Ursprunges eine Einzelbetrachtung.

a) Hierher gehören vor allem die Elemente der zahlreichen Bündelchen, die die Rolando'sche Substanz meridianartig durchsetzen; sie entstammen zu einem Teile wohl den noch ungeteilten Stücken der Hinterwurzelfasern, zum grösseren Teile aber schon Fasern, die schon nach der Bifurkation sich teils in der Randzone, teils im lateralsten, hinter dem medialen Abschnitt der Rolando'schen Substanz befindlichen Teile der Burdach'schen Stränge zum Längsverlaufe ordnen. Aber nicht alle die Bündelchen, die die Rolando'sche Substanz durchziehen, gehören in diese Kategorie; von denjenigen, die ihre medialste Abteilung zum Durchtritte benützen, schliessen sich viele an die weiter unten zu besprechenden, in das Hinterhorn von der medialen Seite her eindringenden „Reflex-Kollateralen" an, d. h. sie finden erst im Bereich des Vorderhorns ihre Endigung. Schon in der vordersten Abteilung der Rolando'schen Substanz beginnt die Verzweigung der von hinten her eindringenden Kollateralen und die Endbäumchen gelangen auf dem hellen Grunde dieser Substanz (die Rolando'sche Substanz erscheint zwar von arkadenförmigen Bündeln reichlich durchsetzt, entbehrt aber, wie das schon Gerlach — Strickers Handbuch, II., p. 689 — durch Vergoldung nachgewiesen hat und wie man es an Weigert'schen Präparaten am schönsten demonstrieren kann, des dichten, markhaltigen Filzes, den die graue Substanz an allen anderen Stellen aufweist) überaus deutlich zur Ansicht. Aber die überwiegende Mehrzahl der Fasern erreicht erst vor der Rolando'schen Substanz ihr Ende, namentlich in dem dichten sensibeln Fasergewirr, das deren Konkavität ausfüllt, während andere Äste in eine weiter vorn gelegene Zone vordringen, um sich im Mittelgebiet der grauen Substanz zu verästeln. Es giebt in diese Kategorie gehörige Kollateralen, die sich in bogenförmigem Verlauf an den lateralen Rand der Rolando'schen Substanz anschliessen; sie biegen dann, vor dieser angelangt, nach einwärts, um sich gleichfalls in den erwähnten, das Centralgebiet der Hinterhörner einnehmenden Faserfilz einzusenken. Aus der Verflechtung all dieser Kollateralen entsteht ein kompliziertes Fasergewirr, das in der Konkavität der Rolando'schen Substanz am dichtesten ist, daher diese Stelle sowohl an geeigneten Golgi'schen wie auch an Weigert'schen Präparaten als dunkler Fleck aus dem Querschnitt hervortritt. Waldeyer (a. a. O. p. 20) bezeichnet dieses Gebiet als Kern der

Hinterhörner. Die zahlreichen in die Hinterhörner eingebetteten Nervenzellen erscheinen von den massenhaft durcheinander gewirrten Kollateralen in reichlichster Weise umflutet und dadurch gewiss mit Empfindungsreizen überladen, die sie ihrerseits — abgesehen von den hier vorhandenen Zellen vom Golgi'schen Typus — weiter zu befördern haben, wie das in der Folge noch einlässlich zur Sprache kommen soll.

Hier will ich eine Beobachtung einschalten, die eigentlich schon an einer früheren Stelle Erwähnung hätte finden sollen. An einer Serie von Sagittalschnitten aus dem menschlichen Marke (der auch Fig. 45 entnommen ist), sowie auch an mehreren Querschnitten konnte ich mich mit voller Bestimmtheit überzeugen, dass einzelne von den Bündeln, die die Rolando'sche Substanz in ihrer medialen Hälfte durchsetzen, nicht aus Kollateralen, sondern aus noch ungeteilten, aus den Hinterwurzeln direkt in das Hinterhorn eintretenden sensibeln Fasern bestehen; erst weiter vorn, teils noch im Bereich der Rolando'schen Substanz, teils auch vor ihr erfolgt ihre Teilung in einen auf- und absteigenden Schenkel. Auch bei Edinger und zwar schon in der 3. Auflage seines Buches[1]) finde ich die Beobachtung aufgezeichnet und kürzlich hat v. Kölliker (Handb., 6. Aufl., II. p. 75) eine ganz gleichlautende Beschreibung nach Präparaten aus dem Rückenmarke menschlicher Föten gegeben und sie auch durch eine Abbildung (Fig. 380) vergegenwärtigt. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, dass die von v. Kölliker vor vielen Jahren beschriebenen „Längsbündel der Hinterhörner", d. h. die kompakten Längsfaserzüge, die man vor der Rolando'schen Substanz antrifft, den Teilungsästen der in Rede stehenden Wurzelfasern entsprechen. Die Beobachtung kann uns nicht befremden, schliessen sich doch diese Längsbündel, wie man das an Weigert'schen Querschnitten sehr schön sieht, direkt an die Burdach'schen Stränge an, als deren aufgelockerte, etwas in die graue Substanz hineingeschobene Fortsetzung sie erscheinen und würde doch somit die Bifurkation noch gleichsam dem Gebiet der Burdach'schen Stränge angehören.

b) Sehr viele für das Hinterhorn bestimmte Kollateralen entspringen nicht hinter der Rolando'schen Substanz, sondern medial von ihr, aus demselben Feld der Burdach'schen Stränge, das den gleich zu beschreibenden Reflexkollateralen zum Ausgangspunkte dient und das wir schon oben als „Einstrahlungszone" gekenn-

[1]) L. Edinger, Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. 3. Aufl., 1892, p. 138.

zeichnet haben, doch bleiben sie hier in der Minorität gegenüber den Reflexkollateralen. Sie biegen in der Regel quer nach aussen ziehend in das Hinterhorn ein, um sich hauptsächlich in dessen centralem Teil in Endarborisationen aufzulösen. Sehr oft findet man, dass diese Endverästelung nach hinten umgekrümmt ist, dass sie gleichsam in die vorderste Zone der Rolando'schen Substanz hineintaucht; offenbar haben es diese Kollateralen auf die Dendriten jener Seitenstrangzellen abgesehen, die, vor der Substanz liegend, ihre hinteren Dendritenbüschel gleichfalls in ihren vorderen Umfang hineinstrahlen lassen. Andere in diese Kategorie gehörende Kollateralen wenden sich mehr in die mittleren Zonen der grauen Substanz.

c) Eine eigenartige Beschaffenheit zeigen die Kollateralen, die aus der vordersten Abteilung der Burdach'schen Stränge in die Hinterhörner eindringen, aus dem gleich hinter der hinteren Kommissur gelegenen Bündelchen, das neuerdings in der Pathologie des Rückenmarkes eine so grosse Rolle spielt (siehe an einer späteren Stelle.) Sie nehmen den anderen sensibeln Kollateralen gegenüber eine besondere Stellung ein, indem sie ausserordentlich zart sind und mit der Golgi'schen Methode manchmal eine mehr braune Färbung annehmen. Sie betreten das Hinterhorn an seiner medialen Seite, im Gebiet zwischen hinterer Kommissur und der Knickungsstelle der inneren Grenzlinien, finden aber bald ihr Ende, indem sie sich schon in der Nähe der inneren Grenze zu einem äusserst dichten, zarten Fasergeflechte verfilzen, das so verworren ist, dass darin das Schicksal der einzelnen Fasern nicht bestimmt werden kann. Das Geflecht erstreckt sich nach hinten fast bis zur Rolando'schen Substanz, nach aussen entfernt es sich nicht weit vom Rande des Hinterhornes weg. Auch in dem Gebiet des Rückenmarkes, wo die Clarke'sche Säule den Höhepunkt ihrer Entwickelung erreicht, fehlt es nicht; dies ist dadurch möglich, dass die Clarke'sche Säule nirgends knapp bis an den Hinterstrang heranreicht, sondern davon stets noch durch ein schmales Feld grauer Substanz geschieden ist. In diesen schmalen Raum dringen nun die Kollateralen hinein, verästeln sich teilweise schon darin, aber die Mehrzahl schlägt die rückläufige Richtung ein, um sich erst etwas weiter hinten, hinter der Clarke'schen Säule, geflechtartig auszubreiten. Der nach hinten ziehende Faserzug ist auch an Weigert'schen Präparaten sehr schön zu sehen: diese Kollateralen sind also markhaltig. Zu den Elementen der Clarke'schen Säulen treten sie nicht in Beziehung.

d) Nur hypothetisch müsste ich hier die Rolando'sche Substanz als Endigungsgebiet sensibler Kollateralen anreihen. Es soll noch an einer anderen Stelle dargelegt werden, dass es in sehr seltenen Fällen gelingt, mit der Golgi'schen Methode stellenweise in dieser Substanz ein ausserordentlich feines Fasergeflecht nachzuweisen, das aus sehr zarten, marklosen und in komplicierter Weise durcheinander gewirrten Fäserchen besteht. Über die Provenienz dieser Elemente vermochte ich zu keinem ganz entschiedenen Ergebnis zu gelangen, aber ich möchte mich vermutungsweise, im Anschluss an v. Kölliker's Meinung, dahin aussprechen, dass wir es mit den Verzweigungen sensibler Kollateralen zu thun haben.

2. Von den sensibeln Kollateralen sind am meisten in die Augen springend und auch am meisten geeignet unser Interesse zu fesseln diejenigen, die für das Vorderhorn bestimmt sind. Diese Kollateralen bilden auch an Weigert'schen Schnitten eine sehr auffallende Erscheinung. Sie stellen den Hauptbestandteil jener altbekannten sehr regelmässigen Faserzüge dar, die man aus den dem Hinterhorn benachbarten Zonen der Burdach'schen Stränge teils vor der Rolando'schen Substanz teils auch durch deren mediale Abteilung hindurch in charakteristischen S-förmig geschwungenen Kurven in die graue Substanz einbiegen und sich darin gegen deren vordere Gebiete hin begeben sieht (Einstrahlungsbündel, Schwalbe's Abschnürungsbündel, Redlich's Bogenbündel). An Weigert'schen Präparaten hat es freilich den Anschein, als handelte es sich um direkte Fortsetzungen der hinteren Wurzeln, erst die Golgi-Bilder ergeben, dass wir es hier mit Kollateralen zu thun haben. Sie treten natürlich in den Höhen, wo die Vorderhörner am stärksten entwickelt sind, also in den Intumescenzen, am markantesten in die Erscheinung. Bezüglich ihres Ursprunges lässt sich schon bei der Weigert'schen Methode eine wichtige Thatsache feststellen: sie entspringen immer nur aus dem sichelförmigen Feld der Burdach'schen Stränge, das sich der medialen Seite des Hinterhorns und der Rolando'schen Substanz anlegt und das dementsprechend schon oben als Reflexkollateralenzone der Burdach'schen Stränge [1]) gekennzeichnet wurde. Diese baut sich in der Hauptsache, wie wir schon sahen,

---

[1]) In einer früheren Arbeit habe ich sie als „Einstrahlungszone" bezeichnet. Sie deckt sich völlig mit Pierret's Bandelettes externes, Strümpell's Wurzelzone, Westphal's Wurzeleintrittszone, v. Bechterew's Grundbündeln der Hinterstränge (W. Bechterew, Über die Bestandteile der Hinter-

aus den ersten, gleich an die Teilungsstelle grenzenden, Stücken der aufsteigenden und vielleicht auch der absteigenden Stammfasern auf und somit ergiebt sich die physiologisch wichtige Thatsache, dass diese Kollateralen es sind, die die Erregung in voller Intensität gleich aus erster Hand empfangen. In ihrem weiteren Verlaufe giebt die sensible Faser bestimmt keine Vorderhornkollateralen mehr ab.

Diese Kollateralen laufen selten einzeln; fast alle sammeln sich zu zarteren oder stärkeren Bündelchen. Sie zeichnen sich durch starkes Kaliber aus, ja sie stellen im menschlichen Rückenmarke unter allen Kollateralen des Markes die kräftigsten dar. Man kann sie topographisch in zwei Gruppen einteilen: der Hauptbestandteil sammelt sich unter fächerförmiger Konvergenz aus dem eigentlichen Burdach'schen Strang und benützt die Stelle unmittelbar vor dem medialen Winkel der Rolando'schen Substanz, gleich hinter der Knickungsstelle der Hinterhorngrenze, zum Eintritte in die graue Substanz. Hieran schliessen sich seitlich in kontinuierlicher Folge, aber in weniger dichter Anordnung, eine Anzahl von Bündeln, die dem der Eintrittsstelle der hinteren Wurzeln näher gelegenen, lateralen Gebiet der Burdach-schen Stränge schon hinter der Rolando'schen Substanz entstammen und bei ihrem vorwärts dringenden Verlauf schon den medialen Bezirk der letzteren Substanz zu durchsetzen haben, wobei sie einen gestreckteren Verlauf zeigen, als die medialeren Bündel, mit denen sie sich erst vor der Rolando'schen Substanz vereinigen.

Um den weiteren Verlauf der Vorderhornkollateralen zu verfolgen, eignet sich hauptsächlich das Rückenmark von 20—30 cm langen Föten, wo die Verhältnisse noch etwas durchsichtiger liegen als später. Man sieht das aus der Konzentration der Bogenzüge entstandene Bündel eine ganz kurze Strecke vorwärts ziehen; aber schon im Niveau der hinteren Kommissur lockert sich seine so regelmässige Anordnung stark auf, so dass es hier schon ein ziemlich dichtes, etwas verworrenes Durcheinander zeigt, worin aber noch die Richtung nach vorn hin unverkennbar ist. Von dieser Stelle an breitet sich das Bündel kelchartig gegen die Vorderhörner hin aus, die Verhältnisse werden, dank dieser Aus-

---

stränge, Neurol. Centralbl. 1885, p. 31), sowie mit Flechsig's (P. Flechsig, Ist die Tabes dorsalis eine „System-Erkrankung"? Neurol. Centralbl. 1890, p. 33) „vorderer Wurzelzone".

breitung, wieder einfacher, und man kann die Elemente des Bündels nach den motorischen Gruppen hin verfolgen und sieht sie in diese von der hinteren und namentlich der inneren Seite her eindringen. Sie winden sich dann einfach zwischen den Zellen hindurch und zerfallen schliesslich in ihre nicht eben üppigen Endverästelungen. An passenden Präparaten liegt dieselbe Kollaterale manchmal vom Hinterstrange bis zu ihrer Endigung im Zusammenhange vor Augen.

Cajal[1]) nennt dieses Bündel „manojo sensitivo-moter“ oder „antero-posterior“ (richtiger wäre vielleicht „posterio-anterior“), v. Kölliker führt seine Elemente aus einleuchtenden Gründen unter dem bezeichnenden Namen „Reflex-Kollateralen“ auf.

Über die Endigungsweise der Fasern in den Vorderhörnern darf man sich nicht die schematisierende Vorstellung machen, dass sie unter dem Bilde von pinselförmigen oder dergl. Endbüschelchen erfolgt, die die Zellen etwa einzeln korbartig umfassen. Die Verhältnisse liegen vielmehr auffallend einfach. Jede Faser teilt sich 2—3 mal; die Äste divergieren schwach und laufen mit freien Spitzen aus. Physiologisch verwertbar scheint mir die Thatsache, dass man manchmal an richtigen Reflexkollateralen, die man dadurch, dass sie zwischen die Vorderhornzellen hinein verfolgt werden können, sicher als solche zu diagnostizieren vermag, unterwegs im Gebiete des Hinterhorns starke Nebenäste abgehen sieht, die schon da, im Bereich der Hinterhornzellen, endigen.

Das physiologische Interesse, das diese „Collaterales postero-anteriores“ darbieten, liegt auf der Hand: gelangt hier doch die dem Reflexbogen zu Grunde liegende anatomische Einrichtung mit geradezu greifbarer Klarheit zur Anschauung. Ohne irgendwelche Zwischenstation passieren zu müssen, kann hier der Empfindungsreiz durch die Kollateralen von ihnen sie durchzogenen motorischen Zellgruppen mitgeteilt und darin in Bewegungsimpulse umgesetzt werden.

Viel handgreiflicher als beim Menschen, lässt sich das Eindringen der sensibeln Kollateralen in die Vorderhörner bei gewissen Säugern, am schönsten bei der Katze, dem Meerschweinchen (auch an Weigert'schen Präparaten) und namentlich bei der Maus beobachten, indem hier die fraglichen Bündel ihre geschlossene Beschaffenheit weiter nach vorn beibehalten als im menschlichen Marke. Die schönsten Anschauungen von den Reflex-

[1]) S. R. y Cajal, Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. Barcelona 1890, p. 19.

kollateralen erhielt ich an einigen Präparaten aus dem Rückenmarke der neugeborenen Maus, an denen sich merkwürdigerweise kaum etwas anderes imprägniert hatte, als die Stammfasern der hinteren Wurzeln und ihre Kollateralen. Nach einem solchen Präparate wurde Figur 47 angefertigt; es sind darin, um die Verhältnisse recht klar hervortreten zu lassen, nur die Reflexkollateralen dargestellt worden.

Schon an dem Präparat, das dieser Figur zu Grunde gelegen hatte, in viel ausgesprochener Weise aber an einigen anderen Präparaten aus dem Mäuserückenmarke, trat mir ein Verhalten in der Anordnung der Reflexkollateralen entgegen, für das ich lange keine Erklärung zu finden vermochte. Man sollte, von den bisherigen physiologischen Vorstellungen ausgehend, voraussetzen, dass diese Kollateralen die Gruppe der motorischen Zellen in vollkommen gleichmässiger Anordnung durchflechten, um so möglichst mit allen Zellen die zur Reflexübertragung notwendigen Kontakte zu finden. Dem ist aber nicht so. Bei der Maus besteht die Eigenart, dass die Collaterales sensitivo-motoriae ihre Endigungen nicht über alle Punkte der Vorderhorngruppe gleichmässig verteilen, sondern dass *die meisten davon die Gruppe ungeteilt nach vorn hin durchsetzen, um erst ganz an ihrem vorderen Rande, an der Grenze gegen die weisse Substanz, sich in ihre Endäste aufzulösen* und zwar in der Weise, dass sie in die Querrichtung umbiegen und sich längs des vorderen Konturs des Vorderhorns tangential zu einem saumartigen Geflecht vereinigen.

Ich möchte betonen, dass ich dieses Verhalten bisher ausschliesslich nur bei der Maus zu beobachten Gelegenheit hatte; aber ich halte es für wahrscheinlich, dass auch bei anderen Nagern, wie Ratte, Kaninchen, die Verhältnisse nicht anders liegen, und diese Vermutung bildet die Grundlage des mitzuteilenden Deutungsversuches. Dagegen kann ich mit Bestimmtheit sagen, dass im menschlichen Rückenmark eine derartige Anordnung nicht besteht, die Kollateralen durchflechten hier vielmehr gleichmässig die Vorderhorngruppen.

Aber wenn die beschriebene Anordnung der Reflexkollateralen auch keine allgemeine Erscheinung ist, so ist sie vielleicht doch geeignet, gewissen Schlüssen nach der physiologischen Seite hin als Grundlage zu dienen, denn das liegt auf der Hand, dass dieses merkwürdige Strukturverhältnis mit gewissen funktionellen Verhältnissen zusammenhängen muss.

Ich muss in dieser Beziehung eine zweite Beobachtung heranziehen, die ich schon p. 256 mitgeteilt habe, eine Thatsache, die ich zwar nicht bei der Maus, aber immerhin auch bei einem Nager, dem Kaninchen, vorfand. Ich konnte bei diesem Tier konstatieren, dass die meisten Seitenfibrillen der Vorderwurzelfasern nicht mitten in der Zellgruppe, sondern in der Nähe der Stelle entspringen, wo die Wurzel aus dem Vorderhorn in die weisse Substanz hinaustritt, also an der gleichen Stelle, wo das beschriebene Kollateralengeflecht liegt. Auch diese Ästchen sind reichlich genug, um einen Plexus zu bilden, der aber nicht als selbständiger Plexus besteht, sondern sich mit dem beschriebenen, an derselben Stelle liegenden Kollateralengeflecht zu einem einheitlichen Fasergewirr kombiniert. Das Gewirr muss marklos sein, denn an Weigert-schen Präparaten vermag man davon am Mäuserückenmarke nichts wahrzunehmen.

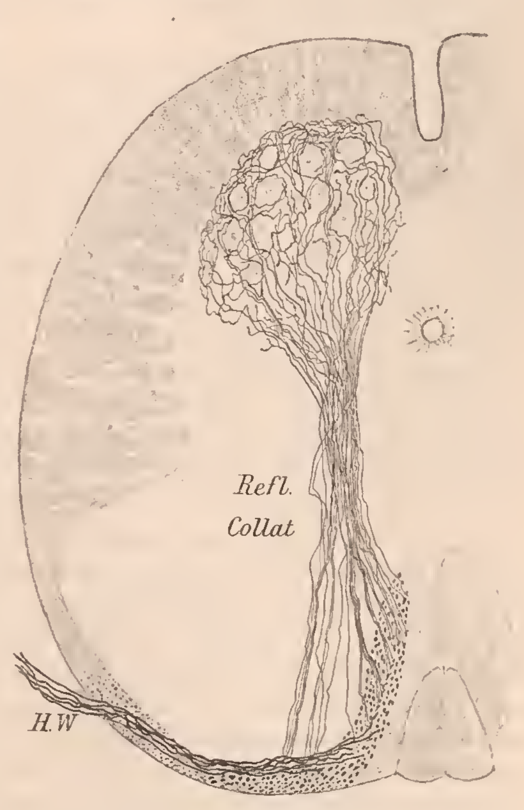


Fig. 47.
Aus dem Rückenmarke einer neugeborenen Maus. Die Hinterwurzelfasern, die „Einstrahlungszone“ und die Reflexkollateralen sind allein dargestellt. Letztere bilden am vorderen Umfange des Vorderhorns ein dichtes, saumartiges Geflecht.

Schon p. 133 habe ich angedeutet, dass ich aus dem typischen Zusammentreffen der beiden Fibrillengattungen auf eine gegenseitige physiologische Beziehung schliessen und annehmen möchte, dass, bei Nagern wenigstens, die Golgi'schen Seitenfibrillen eine

cellipetale, rezeptive Bestimmung haben und speziell für die Reflexe von Wichtigkeit sind. Dass einzelne derartige Fibrillen nicht dem Randgeflechte angehören, sondern sich schon in einem tieferen Niveau des motorischen Kerns verästeln, spricht wohl nicht gegen meine Deutung, denn auch manche Reflexkollateralen laufen, wie man aus Fig. 38 erkennt, mitten zwischen den Zellen in ihre Endarborisationen aus.

Indem ich aber diese Beobachtungen mitteile und diese Hypothese aufstelle, bin ich mir selbst des noch fragmentarischen Charakters meiner Beobachtungen bewusst, daher ich eine volle Garantie für die Richtigkeit meiner Aufstellungen einstweilen noch nicht übernehmen könnte. Es wäre ja immerhin möglich, dass bei der Maus das beim Kaninchen beobachtete zweite Fibrillengewirr nicht besteht, wodurch natürlich der Hypothese der Boden völlig entzogen würde. Weitere Erfahrungen müssen hier zeigen, ob meine Vermutungen zutreffen oder nicht.

3. Die Clarke'schen Säulen stellen unzweifelhaft sehr wichtige Endigungskerne der sensibeln Kollateralen dar; sie nehmen im Bereich ihrer stärksten Entwickelung den ansehnlichsten Teil dieser für sich in Anspruch. Diese Beziehungen kommen an Golgi'schen Präparaten ausserordentlich klar zur Ansicht (s. Fig. 52.) Man sieht eine grössere Anzahl zarter, welliger Fasern zu zierlichen Bündelchen gruppiert ausschliesslich aus den mittleren Bezirken der Burdach'schen Stränge, wie das schon Flechsig betont hat, nie aus den Goll'schen, an die Clarke-schen Säulen herantreten, um in sie an ihrem hinteren Umfange unter trichterförmiger Ausbreitung einzudringen. Die länglichen Kerne sitzen am zutretenden Faserzug wie die Beeren am Stiele. Innerhalb der Kerne zweigen sich die Fasern sofort in ihre Endbäumchen auf, wobei sie um deren Zellen herum förmliche Körbe bilden, freilich in der Weise, dass jede Faser sich durch ihre Verästelung an der Umflechtung mehrerer Zellen beteiligt. Die Endbäumchen weisen hier einen besonders üppigen und gedrungenen Habitus auf, was sich wohl aus dem Umstande erklärt, dass sie sich hier in ziemlich grosser Zahl innerhalb eines verhältnismässig beschränkten Raumes auszubreiten haben. Auch darin tritt uns eine Eigenart entgegen, dass hier die Markscheiden an den Kollateralen weiter als sonst, d. h. bis an die Endbäumchen hinunterreichen; auf ein solches Verhalten darf man wenigstens aus der Gegenwart jenes dichten, sich hauptsächlich in der Längsrichtung ausbreitenden Fasergewirrs schliessen, das an Präpa-

raten nach Weigert's Färbung den Clarke'schen Säulen ein so dicht faseriges Aussehen verleiht und dessen Schwund nach Lissauer[1]) nebst dem Zerfall der „Randzone" eine der ersten anatomischen Veränderungen bei beginnender Tabes darstellen soll.

4. Auch die hintere Kommissur besteht bei allen Tieren, wo sie bisher mit der Golgi'schen Methode geprüft wurde, der Hauptsache nach aus sensibeln Kollateralen, beim Menschen, wo sie auf ein schmales Faserbündel reduziert ist (s. Fig. 52), bestimmt ausschliesslich aus solchen. Die entsprechenden Kollateralen treten im menschlichen Rückenmarke aus der vordersten Abteilung des Burdach'schen Stranges an den hinteren Rand der grauen Kommissur heran, schwingen sich im Anschluss daran bogenförmig in das gekreuzte Hinterhorn hinüber, wo sie hinter den Clarke'schen Säulen, vor der medialen Abteilung der Rolando'schen Substanz büschelförmig auseinanderfahren und in Endbäumchen übergehen. Die spärlichen Äste reichen gewiss nicht hin, um als alleiniges anatomisches Substrat der von manchen Physiologen postulierten Kreuzung der sensibeln Leitungsbahnen zu gelten. Jenseits der Mittellinie gesellen sich zu dem Bündelchen noch einige Kollateralen aus dem anderen Hinterstrang.

Viel ansehnlicher als beim Menschen präsentiert sich die hintere Kommissur bei gewissen Säugern, wie Hund, Kaninchen, Ratte und vor allem beim Meerschweinchen. Bei diesen zerfällt sie, wie ich zuerst fand (Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 34, 1890) in mehrere, scharf getrennte Portionen. Cajal und mit ihm v. Kölliker und Van Gehuchten unterscheiden deren drei. Die hintere umsäumt den hinteren halbmondförmigen Rand der grauen Kommissur und verhält sich in Betreff ihres Ursprunges und ihrer Endigung genau wie die hintere Kommissur des menschlichen Rückenmarkes, der sie aber an Stärke überlegen ist. Die mittlere Portion taucht aus den Längsbündeln vor dem lateralen Drittel der Rolando'schen Substanz als kräftiger Strang auf und zieht unter Beschreibung eines abgeplatteten Bogens, fast quer hinter den Clarke'schen Säulen zur entsprechenden Gegend der anderen Seite hinüber, wobei sie sich gegen ihr Endigungsgebiet hin schwach büschelförmig auflockert. Auch hier handelt es sich hauptsächlich um Kollateralen der sensiblen

[1]) H. Lissauer, Über Veränderungen der Clarke'schen Säulen bei Tabes dorsalis. Fortschritte der Medizin, Bd. 2, 1884, p. 113.

Fasern, und zwar solcher, die der lateralen Portion angehören. Cajal wies aber nach, dass in dem kräftigen Bündel daneben noch Kollateralen aus dem hintersten Teil des Seitenstranges vertreten sind, worin ich ihm ebenso wie v. Kölliker und Van Gehuchten, gestützt auf Präparate vom Kaninchen, beistimmen möchte. Drüben endigen die Fasern alle in der Weise, dass sie sich im dichten Geflecht des Hinterhornkerns in freie Endarborisationen auflösen. — Als vordere Abteilung bezeichnet Cajal eine spärliche Anzahl äusserst dünner Fäserchen, die gleich hinter dem Centralkanal, vor den Clarkeschen Säulen, mit nach vorn gewendeter Konkavität von einer Seite zur anderen ziehen. Ihre Endigung konnte als freie Verästelung seitlich vom Centralkanal nachgewiesen werden, ihr Ursprung aber blieb unaufgeklärt. Cajal vermutet, dass man es mit Kollateralen der Vorderstränge zu thun hat. — Beim Hühnchen sieht man eine ganze Menge von sensiblen Kollateralen teils von der Spitze der Hinterstränge, teils aus dem Hinterhorn stammend, über die Mittellinie hinweggehen und sich im Hinterhorn der anderen Seite verästeln; sie bilden hier kein scharfbegrenztes Bündel, sondern laufen in unregelmässigem breitem Strom hinüber.

Es mag ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die vordere Kommissur bestimmt keine Kollateralen aus dem Hinterstrang bezieht. Es erscheint dies geboten mit Rücksicht auf die zahlreichen, noch in jüngster Zeit wiederholten Angaben, wonach Hinterwurzelfasern direkt in die vordere Kommissur einbiegen und durch sie in den Vorderstrang der andern Seite gelangen sollen. Wie willkommen vielleicht auch ein solcher Befund für den Nachweis centripetaler gekreuzter Gefühlsbahnen wäre: die anatomische Beobachtung gewährt keinen Halt dafür. Die Fasern, die jenen Beobachtungen zu Grunde lagen, waren offenbar die Nervenfortsätze von Kommissurenzellen.

Aber — wird man fragen — handelt es sich im Mitgeteilten durchweg um neue, erst durch Golgi's Verfahren enthüllte Thatsachen, sollte von all den interessanten Verhältnissen trotz der umfassenden Litteratur, die über den Verlauf der hinteren Wurzeln vorliegt, bisher nichts wahrgenommen worden sein?

Um eine solche Auffassung nicht etwa aufkommen zu lassen, scheint es mir geboten, das Verhältnis hier genau zu präzisieren, in dem die zahlreichen, aus der Periode vor Cajal's wichtigen Aufschlüssen stammenden oder auch in neuester Zeit ohne deren Berücksichtigung verfassten Schilderungen vom Verhalten der sen-

sibeln Fasern im Rückenmarke zu der vorstehenden Darstellung stehen. Es zeigt sich, dass allerdings über die Bifurkation, über die Ursprungsweise und Bedeutung der Kollateralen in diesen Arbeiten, von denen ich als die ausführlichsten nur die von Lissauer[1]), Bechterew[2]), Kahler[3]), Obersteiner[4]), Edinger[5]), Waldeyer[6]), Lenhossék[7]), Flechsig[8]), Oddi e Rossi[9]) und Schaffer[10]) heranziehen möchte, schlechthin nichts enthalten ist. Aber in Betreff des Verlaufs, der relativen Stärke, der topographischen Anordnung der sensibeln Kollateralenbündel, ihrer Verteilung nach einzelnen Gruppen etc. finden wir darin schon in allen wesentlichen Punkten erschöpfende und genaue Darstellungen. So ist, um nur auf Einiges hinzuweisen, das Herantreten starker Faserbündel aus den Hintersträngen an die Vorderhörner, nachdem schon Gerlach seiner Zeit dieses Verhalten kurz angedeutet hatte, von mir, Waldeyer, Flechsig und Schaffer durch die Weigert'sche Methode schon in gehöriger Weise ans Licht gesetzt worden, so haben die Beziehungen der Hinterwurzel-

1) H. Lissauer, Beiträge zum Faserverlauf im Hinterhorn des menschlichen Rückenmarkes. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 117, 1886, p. 113.

2) W. Bechterew, Über die hinteren Nervenwurzeln, ihre Endigung in der grauen Substanz des Rückenmarkes etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt., 1887, p. 126.

3) O. Kahler, Das Centralorgan des Nervensystems in K. Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre, 3. Aufl., Stuttgart 1888, p. 127.

4) H. Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. Leipzig und Wien 1888, p. 187.

5) L. Edinger, Über die Fortsetzung der hinteren Rückenmarkswurzeln zum Gehirn. Anat. Anz., Jahrg. IV, 1889, p. 121. — Ferner: Einiges vom Verlauf der Gefühlsbahnen im centralen Nervensystem. Deutsche medizinische Wochenschrift, Jahrg. 1890, Nr. 20.

6) W. Waldeyer, Das Gorilla-Rückenmark. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin aus dem Jahre 1888, p. 80. — Ferner: Über den Verlauf der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark des Menschen und d. Gorilla. Sitzungsbericht d. Gesellsch. Naturf. Freunde zu Berlin 1889, p. 116.

7) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Entwickelung der Markscheiden und den Faserverlauf im Rückenmark der Maus. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 33, 1889, p. 71. — Derselbe: Über den Verlauf der Hinterwurzeln im Rückenmark. Daselbst, Bd. 34, 1890, p. 157. — Ferner: Hinterwurzeln und Hinterstränge. Verhandl. d. Naturf. Gesellsch. in Basel, Bd. IX, 1890, p. 86.

8) P. Flechsig, Ist die Tabes dorsalis eine Systemerkrankung? Neurolog. Centralbl., Jahrg. IX, 1890, p. 33.

9) R. Oddi e U. Rossi, Sul decorso delle vie afferenti nel midollo spinale. R. Istituto di studi super. pratici in Firenze, 1891.

10) K. Schaffer, Vergleichend-anatomische Untersuchung über Rückenmarks-Faserung. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 38, 1891, p. 157.

fasern zu den Clarke'schen Säulen seit Kölliker's erster hierhergehöriger Angabe vielfach, so neuerdings auch von Lissauer und Edinger Würdigung erfahren, so ist auch auf die Beteiligung der sensibeln Fasern an der Bildung der hinteren Kommissur meinerseits (wohl zum ersten Mal) in früheren Arbeiten hingewiesen worden. All das war also schon früher zutreffend und genau geschildert; der Irrtum lag nur darin, dass all diese einstrahlenden Züge (bis Cajal) als direkte Fortsetzungen der Hinterwurzelfasern aufgefasst wurden, während wir nun wissen, dass es sich bei der Mehrzahl um Kollateralen, um Seitenzweige der sensibeln Stammfasern handelt. Mit dieser „kleinen" Korrektur, die sich ja unschwer durchführen lässt, können alle jene Schilderungen, soweit sie das Gepräge richtiger Beobachtung an sich tragen, in den Rahmen unserer heutigen Auffassung als Details eingefügt und benützt werden; sie verlieren durch die neue Einsicht, die wir in diese Verhältnisse gewonnen haben, keineswegs an Wert, allerdings nur soweit sie sich auf topographische Momente, wie Verlauf, Gruppierung, Mächtigkeit der Faserbündel u. dergl. erstrecken. Was sich darin über den mutmasslichen Zusammenhang mit Nervenzellen (Clarke'schen Zellen, Hinterzellen des Petromyzonrückenmarkes u. s. w.) findet, muss freilich radikal ausgeschaltet werden.

Denn darüber sind wir nun zur Gewissheit gelangt, die Endigung der sensibeln Fasern im Marke ist (gewisse Hinterwurzelfasern beim Hühnchen abgerechnet) allenthalben eine freie. Hier liegt eine Thatsache von fundamentaler Bedeutung vor, aber auch eine Thatsache, die sich so sehr als natürliche Konsequenz in den ganzen Zusammenhang der Erscheinungen einfügt, dass uns jetzt nachträglich der Eifer, mit dem man bis zur letzten Zeit, obgleich schon im Besitze entscheidender Anhaltspunkte im Sinne unserer heutigen Erkenntnis, unaufhörlich nach einer direkten Einmündung von hinteren Wurzelfasern in Zellen des Markes fahndete, geradezu unbegreiflich erscheinen muss. Die Elemente der sensibeln Wurzeln haben ihren histogenetischen Ausgangspunkt und auch ihr trophisches Centrum nicht, wie die vorderen, im Marke selbst, sondern in kleinen, davon abgetrennten Gruppen grauer Substanz: den Spinalganglien; aus den Nervenzellen dieser wachsen sie gleichsam als fremde Eindringlinge in das Rückenmark hinein, um sich darin in langem Verlaufe auszubreiten und mit ihren zahlreichen Verästelungen, mit ihren kompliziert verzweigten, aber stets frei auslaufenden Endspitzen

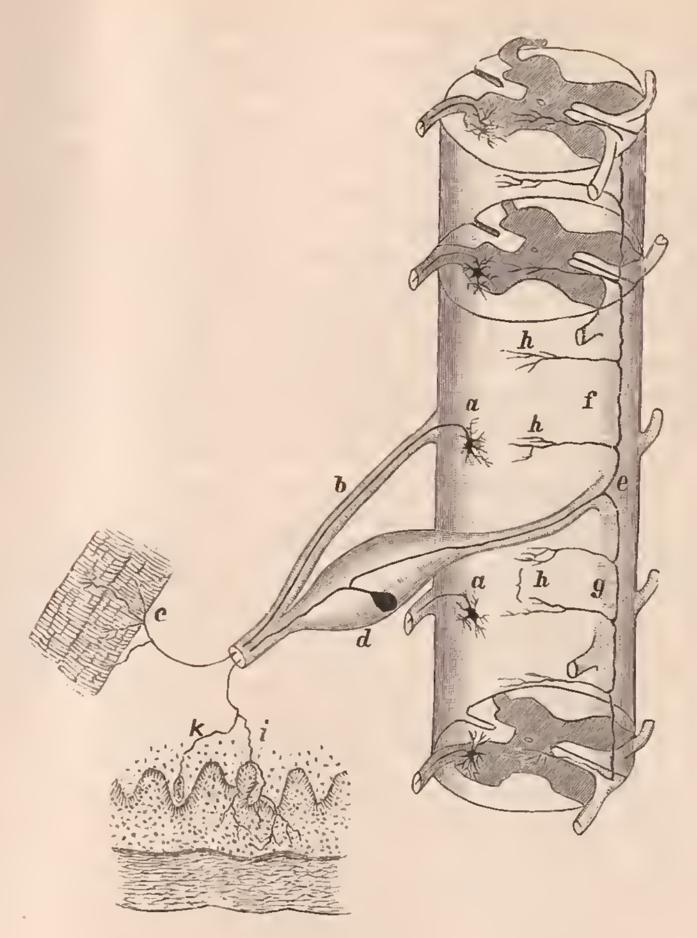


Fig. 48.

Schematische Darstellung des Ursprungs, Verlaufs und der Endigung der motorischen und sensibeln Fasern, sowie der Beziehungen der sensibeln Kollateralen zu den Ursprungszellen der vorderen Wurzeln. Das Rückenmark ist durchsichtig vorgestellt. Aus den motorischen Vorderhornzellen a entspringen die Fasern der vorderen Wurzel b, deren Endigung an den quergestreiften Muskelfasern in Form kleiner Endbäumchen in c dargestellt ist. In dem im Verhältnis zum Rückenmark sehr stark vergrösserten Spinalganglion d ist nur eine einzige Unipolarzelle wiedergegeben, deren centraler Fortsatz als Hinterwurzelfaser in das Mark eindringt, sich bei e gabelig in die aufsteigende f und absteigende g Stammfaser teilt, die oben und unten nach Einbiegung in die graue Substanz frei endigen und unterwegs mehrere Kollateralen h abgeben. Der peripherische Fortsatz der Spinalganglienzelle strebt als peripherische sensible Faser zur Haut, wo seine Endigung teils als nackte Endarborisation in der Epidermis i teils als Aufknäuelung in einem Meissnerschen Körperchen k zur Ansicht gebracht ist.

in umfassender und wirksamer Weise in die graue Substanz einzutauchen. Bis auf ihre entferntesten Ausbreitungen aber bleiben sie dem „trophischen“ Einflusse der Zellen, die ihnen zum Ursprunge dienen: den Elementen der Spinalganglien untergeordnet. Von diesen abgetrennt, fallen sie, von der Durchschnittsstelle aus in der Richtung ihres embryonalen Wachstums fortschreitend, unaufhaltsam dem Zerfall anheim.

Vordere und hintere Wurzeln stellen, wie das Edinger mit Recht betont, keineswegs gleichwertige Bildungen dar; direkt mit den motorischen Wurzeln vergleichbar sind höchstens die ersten Abschnitte der peripherischen sensibeln Nerven jenseits der Spinalganglien, die hinteren Wurzeln stellen schon centrale Verbindungen der ersten Gefühlscentren, der Spinalganglien, mit höheren Mittelpunkten der Empfindung, sowie mit den Herden motorischer Impulse dar. — Die sensibeln Nerven des Rückenmarkes (und auch des Rautenhirns) können im Centralorgan bei dieser Sachlage keine „Ursprungskerne“ besitzen; das, was man bisher als solche aufgefasst hat (sensible Kerne des Vagus, des Glossopharyngeus, Clarke'sche Säulen u. s. w.), sind vielmehr Endkerne (His), Zellenansammlungen, die sich an den Stellen gruppieren, wo sich die sensibeln Kollateralen in ihre Endzweige auflösen, und welche die durch diese Kollateralen dem Centralorgan zugeleiteten Erregungsströme aus erster Hand in sich aufzunehmen berufen sind und zwar in der Weise, dass sie ihre protoplasmatischen Verästelungen mit jenen sensibeln Endverzweigungen in engste Durchflechtung treten lassen. Die Gesamtausbreitung der sensibeln Faser (s. Fig. 48) im Marke erscheint uns unter dem Bilde eines enorm ausgedehnten Endbaumes von regelmässiger Anordnung: wir erkennen daran als Grundlage zwei longitudinale Stammfasern, die die Fortpflanzung der Erregung in der Längsrichtung — auf- und absteigend — besorgen. Da sie aber ihrer ganzen Länge nach in der weissen Substanz verlaufen, könnten sie an sich nur durch ihre beiden in die graue Substanz einlaufenden Endspitzen mit Nervenzellen in direkte Berührung kommen. So musste für besondere Einrichtungen gesorgt sein, durch die sie mit der ganzen grauen Säule längs ihres Verlaufes in ausgiebigste Beziehung treten können, und zwar dienen dazu zahlreiche Nebenästchen, die sie an die graue Substanz successiv abgeben. Die Stammfaser lässt sich mit dem längs der Strasse gelegten Hauptrohr der Wasserleitung, die Kollateralen mit den in die einzelnen Häuser einmündenden Nebenleitungen vergleichen. Jede Kollaterale löst sich

im Bereich der grauen Substanz in divergierende Ästchen auf, die sich durch die Zellgruppen hindurchwinden und dadurch eine grössere Anzahl von Zellen in Erregung versetzen können. Auffallend sind die weiten Gebiete, die die sensible Faser durch ihre inneren Fortsetzungen wirksam beherrschen kann. So wird eine Hinterwurzelfaser, die das Lendenmark betritt und ihren oberen Teilungsschenkel unter Abgabe von Kollateralen bis in das verlängerte Mark emporziehen lässt, auf einen ausgedehnten Teil der grauen Säule des Rückenmarkes einwirken können. Angesichts dieses Umfanges der centralen Perzeption können wir uns die Möglichkeit einer Abschätzung der Einwirkungsstelle des äusseren Reizes nur dadurch vorstellen, dass die Erregung den ersten Kollateralen am intensivsten mitgeteilt wird und sich in den folgenden Kollateralen mehr und mehr erschöpft.

3. Die Nervenzellen des Rückenmarkes.

Für die Einteilung der Rückenmarkszellen lag bis zur letzten Zeit kein anderer annehmbarer Anhaltspunkt vor, als deren Lage und Anordnung in der grauen Substanz. Stilling, Clarke, Stieda, Goll, v. Kölliker, Gerlach, Schwalbe, Obersteiner und vor allen Waldeyer[1]), Kaiser[2]) und Collins[3]) haben die Art und Weise, wie sich die Nervenzellen gruppieren, durch die ganze Ausdehnung der grauen Säulen mit grosser Sorgfalt verfolgt und darauf eine topographische Einteilung der Zellen gegründet. Dies war die einzige Möglichkeit einer Klassifikation der medullaren Nervenzellen. Zwar wurde von mancher Seite noch auf gewisse Unterschiede in der Färbbarkeit Gewicht gelegt, von anderer wieder wurden physiologische Momente geltend gemacht, indem die Zellen der Hinterhörner als sensible Elemente den in den Vorderhörnern enthaltenen motorischen gegenübergestellt, ja manche Nervenkörper des Rückenmarkes sogar als „sympathische“ aufgefasst wurden, allein keiner dieser Einteilungsversuche vermochte sich Geltung zu verschaffen. Sie dürfen eine solche auch nicht beanspruchen, denn Färbungsunterschiede geben wohl für

1) W. Waldeyer, Das Gorilla-Rückenmark. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, aus dem Jahre 1888, p. 91.

2) O. Kaiser, Die Funktionen der Ganglienzellen des Halsmarkes. Gekrönte Preisschrift, Haag, M. Nijhoff, 1891.

3) J. Collins, A contribution to the arrangement and functions of the cells of the cervical spinal cord. New York Medical Journal, 1894, January 13 and 27.

eine Einteilung, auch wenn sie sich als konstant herausstellen sollten, was hier mehr als fraglich ist, kein geeignetes Fundament ab, was aber das physiologische Einteilungsprinzip betrifft, so sind wir bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse, selbst nach den Aufschlüssen, die uns die letzten Jahre brachten, noch weit entfernt davon, jeder Rückenmarkszelle ihre Rolle im Mechanismus nervöser Vorgänge zuweisen zu können und somit ruht eine derartige Klassifikation auf durchaus hypothetischem Boden.

Allein wer sollte es nicht zugestehen, dass die bis vor kurzem einzig berechtigte Unterscheidung der Nervenzellen, die nach ihrer Lage, so unentbehrlich sie auch für die Zwecke der Beschreibung ist, der Forderung, die wir billigerweise an eine rationelle Klassifikation stellen müssen, dass sie nämlich auf wesentliche Momente gegründet sei, nicht entsprechen kann. Können doch in derselben Gruppe Nervenzellen von sehr verschiedener Dignität vereint sein, wie ja das auch zuerst Golgi thatsächlich nachgewiesen hat.

Wenn in allerletzter Zeit betont wird (Nissl, Neurolog. Centralblatt, Jahrg. 13, 1894, p. 106), dass nichts anderes als nur die inneren Strukturverhältnisse des Zellprotoplasmas der einzelnen Nervenzellen das richtige Klassifikationsmoment abgeben können, so müssen wir doch, unter voller Anerkennung der hohen Wichtigkeit der Erkenntnis dieser Struktur, unserer Meinung dahin Ausdruck geben, dass wir damit für eine Einteilung der Zellen solange nicht viel anfangen können, als diese Thatsachen ein unverstandenes empirisches Rohmaterial darstellen, bis man uns nicht zeigen kann, in welcher Weise und warum jene Strukturverschiedenheiten mit den Vorgängen der Funktion in kausalem Zusammenhange stehen.

Erst die Aufklärungen, die uns die Golgi'sche Methode brachte, setzten uns in den Stand, der Einteilung ein Prinzip zu Grunde zu legen, das jener Forderung beträchtlich näher kommt. Dieses Prinzip ist das Verhalten des Nervenfortsatzes. Schon früher waren allerdings manche Thatsachen nach dieser Richtung hin beigebracht worden. Mit Sicherheit kannte man das Schicksal der Nervenfortsätze der motorischen Vorderhornzellen, man vermutete auch die Wege, die die aus den Clarke'schen Säulen entspringenden Fasern einschlagen. Allein für die meisten Zellen ist der Nachweis dieser Verhältnisse erst durch die Golgischen Bilder ermöglicht worden. Was das Wichtigste ist: es handelt sich dabei nicht um Konjekturen, sondern um handgreifliche

Bilder, positive Thatsachen. Man sieht an gelungenen Golgischen Präparaten den Nervenfortsatz, durch bestimmte Kennzeichen markiert, leicht erkennbar aus der Zelle auftauchen und kann seinen Spuren durch die graue Substanz hindurch unschwer folgen. Freilich ist das nicht an jeder Zelle ein und desselben Querschnittes möglich, allein nach der Vergleichung und sorgfältigen Prüfung vieler Schnitte wird man doch für alle Zellkategorien die Hauptrichtung des Fortsatzes feststellen können. Das menschliche Mark (Föten von 20—40 cm Länge) ist nach meinen Erfahrungen in dieser Beziehung durchaus nicht ungeeignet, vielmehr scheinen sich hier die Nervenfortsätze besonders leicht zu imprägnieren.

Sehen wir nun, wie man auf dieser Grundlage die ihrem Wesen nach verschiedenen Nervenzellen des Rückenmarkes auseinanderhalten könnte.

Zunächst nehmen die Zellen, aus denen die Fasern der vorderen Wurzeln (beim Hühnchen auch die von mir und Cajal nachgewiesenen „motorischen" Hinterwurzelfasern) entspringen, allen anderen gegenüber eine Sonderstellung ein. Sie sind die einzigen Elemente im Marke, die den Export von Nervenfasern (und physiologisch gesprochen Erregungen) aus dem Centralorgan nach der Peripherie hin vermitteln. Mit den, freilich streng genommen nicht mehr zu dem Rückenmarke zu zählenden Spinalganglienzellen, die wieder für den Import von Fasern in das Mark wichtig sind, daneben allerdings auch für den Export sensibler Leitungsbahnen in die Empfindungsgebiete des Körpers, stellen sie in funktioneller Hinsicht eine besondere Zellkategorie dar, eine Gattung von Zellen, die durch ihre Fortsätze den Aussenverkehr des Rückenmarkes besorgen. Diesen gegenüber erscheint die ganze grosse Masse der übrigen Rückenmarkszellen zu einer zusammengehörigen Gruppe verknüpft durch die entscheidende gemeinsame Eigenschaft, dass sie mit ihrer ganzen Ausbreitung, mit dem Gesamtverlauf ihres Nervenfortsatzes dem Rückenmarke oder richtiger dem Centralnervensystem angehören. Wir haben es hier also mit Eigenzellen des Markes zu thun, mit Elementen, deren Bestimmung bloss den Binnenverkehr des Centralorgans umfasst, die bloss der Aufgabe dienstbar sind, die ihnen mitgeteilte Erregung als „Schaltzellen" innerhalb des Markes weiter fortzupflanzen, sie auf andere Zellgruppen zu übertragen.

Aber diese Eigenzellen weisen wieder mannigfache Verhältnisse auf. Für ihre weitere Unterscheidung ist zunächst die Länge

des Nervenfortsatzes oder physiologisch gesprochen, der Umfang des Gebietes, das sie wirksam beherrschen, wertvoll. Auf dieser Grundlage zerfallen sie in zwei Kategorien. In die erste gehören die Zellen, deren Wirkungsfeld auf ihre nächste Umgebung beschränkt ist. Wir sehen bei ihnen den Fortsatz schon in der Nähe der Zelle, innerhalb der Grenzen der grauen Substanz, sich fein aufzweigen. Sie begnügen sich damit, zwischen den in ihrer Nachbarschaft befindlichen Zellen funktionelle Beziehungen herzustellen. Aber auch hier ist eine Trennung vorzunehmen. Bei den meisten hierhergehörigen Zellen löst sich der Ausläufer unmittelbar nach seinem Ursprunge auf derselben Seite der grauen Substanz, in seine Endreiserchen auf, so dass der Zellkörper gleichsam eingepflanzt ist in die Verästelung seines eigenen Nervenfortsatzes, aber es giebt auch Elemente (sehr spärlich), bei denen der Ausläufer erst nach Überschreitung der Mittellinie durch die vordere Kommissur in den grauen Säulen der anderen Seite, aber noch in derselben Querebene des Rückenmarkes, seinem Endschicksal, der Verästelung, anheimfällt. Die ersteren stellen die eigentlichen Golgi'schen Zellen dar, während die letzteren als kurze Kommissurenzellen oder Golgi'sche Kommissurenzellen bezeichnet werden mögen.

Bei der anderen Kategorie der Eigenzellen des Markes umfasst der Fortsatz ein längeres Gebiet und muss daher die graue Substanz verlassen und in die den Fasern zum Längsverlauf zugewiesene Abteilung des Markes, die weisse Substanz, einlenken, deren Stränge sich hauptsächlich aus diesen Fortsätzen aufbauen. Hieran knüpft die Bezeichnung an, unter der Cajal und im Anschluss an ihn v. Kölliker und Van Gehuchten diese Gruppe zusammenfassten: „Strangzellen", Cellules des cordons. Hier wird sich die weitere Unterscheidung an ein topographisches Moment anzulehnen haben, daran nämlich, in welchen Abschnitt des Markmantels der Fortsatz der betreffenden Zelle zum Längsverlaufe einmündet, und man gelangt auf dieser Grundlage zunächst zur Aufstellung von zwei Formen: 1. Zellen, deren Fortsatz die vordere Kommissur überschreitet, um erst in der weissen Substanz der gekreuzten Seite die longitudinale Richtung einzuschlagen: Kommissurenzellen; 2. Zellen, die ihren Ausläufer in die weisse Substanz derselben Seite eintreten lassen, ungeteilt oder auch nach Cajal's Entdeckung in zwei oder mehr Äste gespalten: Strangzellen sensu strictiori und zwar werden die hierhergehörigen Zellen je nach der Abteilung des Markmantels, zu

der sie in Beziehung treten, als Strangzellen des Vorder-, des Seiten- und des Hinterstranges aufgefasst. In die Kategorie der Strangzellen des Seitenstranges gehören unter anderen die Elemente der Clarke'schen Säulen. Eine Mittelstellung zwischen den beiden Unterabteilungen 1. und 2. nehmen jene von Cajal beim Hühnchen nachgewiesenen interessanten Zellen ein, deren durch gabelige Teilung verdoppelter Achsencylinder den einen Teilungsast in der vorderen Kommissur auf die andere Seite sendet, den anderen in die weisse Substanz derselben Seite eintreten lässt. Hier handelt es sich also um bilaterale Strangzellen.

Stellen wir die dargelegte Einteilung, in der wohl alle bisher ermittelten Zellformen des Rückenmarkes berücksichtigt sein dürften, mit einigen erst in der Folge zu besprechenden Zusätzen übersichtlich zusammen.

Einteilung der Rückenmarkszellen.

I. Motorische Nervenzellen,
II. Kommissurenzellen,
a) lange,
b) kurze,
III. Unilaterale Strangzellen oder Strangzellen einfach,
a) Vorderstrangzellen,
b) Seitenstrangzellen (Mittelzellen, Seitenhornzellen, Stilling-Clarke'sche Zellen; solitäre Hinterhornzellen, Zonalzellen),
c) Hinterstrangzellen (Zellen der Hinterhörner, Zellen der Rolando'schen Substanz),
IV. Bilaterale Strangzellen,
V. Zellen vom Golgi'schen Typus.

Indem ich nun zur Einzelbetrachtung all dieser Zellenkategorien schreite, scheint es mir zweckmässig, sie in etwas anderer Reihenfolge die Revue passieren zu lassen, als sie in dieser Zusammenstellung aufgeführt sind.

1. Motorische Zellen. (S. Fig. 2 und Tafel III.) Das Wesentlichste darüber wurde schon auf den ersten Seiten dieses Abschnittes mitgeteilt. Hier nur noch einige topographische Nachträge. Keine andere Zellkategorie des Markes zeigt eine so strenge Beschränkung auf eine umgrenzte Zellengruppe, wie diese.

Wenn Golgi „Zellen, welche ihren Nervenfortsatz in die vorderen Wurzeln hineinsenden, an jeder Stelle der grauen Substanz“ findet, eine Angabe, die er noch in allerletzter Zeit[1]) betont, so ist dies ein Irrtum, wohl durch die Verwechslung mit Strangzellen der Vorderstränge bedingt. Wie schon früher hervorgehoben, entspringen die vorderen Wurzeln ausschliesslich aus den grossen motorischen Vorderhornzellen derselben Seite. Auf letzteres sei nochmals Nachdruck gelegt, angesichts gewisser schematischer Abbildungen aus allerjüngster Zeit, worin man Vorderwurzelfasern durch die vordere Kommissur hindurch von der anderen Seite herkommen sieht, was durchaus unzutreffend ist. Die motorischen Zellnester treten (namentlich bei Föten) ausserordentlich scharf markiert, gleichsam als besondere Ganglien aus dem Querschnitt des Rückenmarkes hervor. Dass sie in der Längsrichtung, den Ursprungsgebieten der einzelnen Wurzeln entsprechend, einen segmentalen Charakter erkennen lassen, wissen wir seit Schiefferdecker[2]), Schwalbe[3]) und Waldeyer. Sie begreifen nur motorische Zellen in sich, eine „Vermischung“ verschiedener Gattungen von Zellen liegt hier nicht vor.

Über die Anordnung dieser Zellgruppen liegt mehr als eine Darstellung in der Litteratur vor und ich könnte mich einfach mit einen Hinweis auf die Angaben anderer begnügen, wenn ich nicht der Überzeugung wäre, dass die in jenen Darstellungen eingeführten Bezeichnungen der verschiedenen Zellnester nicht haltbar sind. Denn allen liegt die Vorstellung zu Grunde, dass alle Zellgruppen des Vorderhorns gleichwertige Zellansammlungen darstellen, es wurde in der Terminologie nicht unterschieden zwischen den beiden hier vorhandenen sehr grundverschiedenen Zellkategorien, den motorischen Zellen und den Kommissurenzellen. Dies kann uns nicht Wunder nehmen, denn erst die Golgi'sche Methode brachte uns die Aufklärung, dass die Zellgruppe im medialen vorderen Winkel der Vorderhörner eine ganz andere Bedeutung hat als die laterale, indem sie nichts mit der vorderen Wurzel zu thun hat, sondern alle ihre Axone in die vordere Kommissur sendet. Es ist daher glaube ich nunmehr angezeigt, sie nicht mehr ohne weiteres mit der anderen unter der indifferenten Be-

---

[1]) C. Golgi, Artikel „Nervensystem“ in Merkel-Bonnet's Ergebnissen der Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. I, 1892, p. 315.

[2]) P. Schiefferdecker, Beiträge zur Kenntnis des Faserverlaufs im Rückenmarke. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 10, 1874, p. 471.

[3]) G Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie, Erlangen 1881, p. 384.

zeichnung mediale Vorderhorngruppen oder dergl. zusammenzuwerfen, sondern ihr von nun als „Kommissurengruppe“ gegenüber den lateralen motorischen oder Vorderwurzelgruppen auch terminologisch eine besondere Stellung einzuräumen.

Es ist eine altbekannte Erscheinung, dass der motorische Zellhaufen im Vorderhorn nicht in allen Höhen des Rückenmarkes die gleichen Gruppierungen zeigt, sondern dass er in den einzelnen Provinzen besondere Verhältnisse, Zerklüftungen u. s. w. erkennen lässt. Es fehlt mir das Material, um die Frage entscheiden zu können, ob die Art dieser Anordnung an allen Rückenmarken typisch in allen Einzelheiten die gleiche ist oder ob hier individuelle Verschiedenheiten vorherrschen; nur eine Vergleichung vieler Querschnitt-Serien des Rückenmarkes nach dieser Seite hin könnte in dieser Beziehung ein Urteil gestatten. Ich konnte nur ein einziges Rückenmark auf diese Verhältnisse hin prüfen und möchte das Nachstehende in diesem Sinne aufgefasst wissen.

Ich finde nun an meiner Serie, die von einem gesunden jüngeren Manne stammt, was die Anordnung der motorischen Zellgruppe und ihr Verhältnis zur Kommissurengruppe betrifft, folgendes: Bis C. III hinunter sehe ich nur eine einfache, länglich schmale Vorderwurzelgruppe, die sich von der Kommissurengruppe durch einen schmalen zellenlosen Raum abgegrenzt. Von C. IV, dem Beginn der Halsanschwellung an, wird dieser Zwischenraum viel breiter und eine neue Erscheinung macht sich bemerkbar: der motorische Zellhaufen ist in zwei wohlgetrennte Nester zerklüftet, ein vorderes mediales und ein hinteres laterales; die Abgrenzung der beiden Nester gegeneinander ist nicht nur in dem Mangel von motorischen Zellen im Zwischengebiet, sondern auch in dem bestimmten Verhalten der Faserung des Vorderhorns begründet; dadurch, dass sie von Fasern umkreist sind, treten sie erst recht als besondere wohlumgrenzte Haufen hervor.

Von C. IV bis C. VII, also im Bereich der Cervikalanschwellung, lässt sich nach unten hin eine sich allmählich steigernde Zunahme der motorischen Gruppen an Umfang und an Zahl der Elemente erkennen; diese Zunahme kommt namentlich der lateral-hinteren Gruppe zu gute, die nun der medial-vorderen gegenüber sehr stark die Oberhand gewinnt und stellenweise auch die Andeutung einer Gliederung in zwei Abteilungen darbietet. Die mediale Gruppe ist von den Kommissurenzellen durch ein breites Feld geschieden, der vordere Rand des Vorderhorns weist hier

eine Einziehung auf; auch zwischen der medialen und lateralen Gruppe kann eine solche Einziehung bestehen.

Zwischen Cerv. VIII und D. I tritt uns ein rapider Abfall der grauen Massen des Vorderhorns entgegen; ähnlich wie im obersten Cervikalgebiet, schrumpft hier die Ansammlung motorischer Zellen wieder auf einen kleinen einheitlichen, sagittal gestellten, länglichen Haufen zusammen, der sich bloss durch einen schmalen zellenlosen Streifen von der ebenfalls reduzierten Kommissurengruppe abgrenzt. Weiter unten hört auch diese Abgrenzung, unter allmählicher Reduktion beider Gruppen an Grösse und Zahl ihrer Zellen, ganz auf, wir haben nun im zapfenförmig länglich gewordenen Vorderhorn eine einzige, schwache Zellenkolonie, die in ihrer medialen Abteilung aus Kommissurenzellen, in ihrer lateralen aus Vorderwurzelzellen besteht.

Aber schon vom D. IX—X greifen wieder progressive Veränderungen Platz, die beiden Gruppen blähen sich allmählich auf und differenzieren sich nun wieder in deutlicher Weise gegeneinander, ja vom I. Lumbalsegment an wird diese Trennung vermöge eines besonders breiten Zwischenraumes so scharf ausgesprochen, wie in keiner anderen Region des Rückenmarks, wozu auch der vordere Kontur des Vorderhorns durch eine ansehnliche Vertiefung das seinige beiträgt. Die Zunahme hält bis zum I. Sakralsegment an; der Komplex der motorischen Zellen buchtet hier das Vorderhorn zu einer breiten, plumpen Halbkugel aus. Bald leitet sich auch im Innern eine Differenzierung ein, zunächst in die zwei beim Cervikalteil beschriebenen Gruppen (medial-vordere und lateral-hintere Gruppe), zu denen sich aber vom IV. Lumbalsegment an ein centraler, ungefähr dem Mittelpunkt des Vorderhorns entsprechender Zellenhaufen gesellt; am deutlichsten ist diese Gruppierung im Bereich der I. und II. Sakralsegmentes ausgedrückt. Weiter nach dem caudalen Ende des Rückenmarkes hin schwindet zuerst die centrale Gruppe, die beiden anderen fassen nun alle Zellen in sich, aber auch dieses Verhalten hält sich nicht lange. Die allmähliche Reduktion der Zellen lässt auch diese Gliederung verschwinden und bald haben wir eine einzige Zellkolonie, die immer schwächer wird. Die Reduktion äussert sich hier nicht, wie im Dorsalteil, durch Verdünnung und Zuspitzung des ganzen Vorderhorns, sondern in der Weise, dass in dem bis zuletzt gleich plump erscheinenden Vorderhorn die Zellen allmählich spärlicher werden.

Der Grundtypus für die Gebiete der Anschwellungen scheint

mir in der Gruppierung der motorischen Zellen in zwei Haufen zu bestehen. Die beiden Gruppen wurden zuerst von Gerlach[1]) in richtiger Weise auseinandergehalten. Gerlach unterschied eine mediale — unsere Kommissurengruppe — und eine laterale Vorderhornzellengruppe, letztere, die unsere motorischen Zellen umfasst, teilte er in eine vordere und hintere. Ähnlich lauten die Darstellungen von Beisso[2]), Huguenin[3]), Kahler und Pick[4]) und vor allem auch die umfassenden Angaben Waldeyer's (a. a. O. p. 91). Letzterer schildert die beiden Zellnester als lateral-vordere und lateral-hintere Vorderhorngruppe. Ihm schloss sich Kaiser[5]) an. Mit dem Nachweis des Verhaltens des Achsencylinderfortsatzes empfiehlt es sich aber, wie gesagt, diese einfach topographischen Namen durch bezeichnendere zu ersetzen und nunmehr von einer medial-vorderen und lateral-hinteren motorischen Gruppe zu reden.

2. Kommissurenzellen (Tafel III.). Mit diesem von Cajal eingeführten Namen bezeichnen wir die Nervenkörper, deren Fortsatz durch die vordere Kommissur hindurch in den Vorderseitenstrang der anderen Seite einlenkt, um darin die Längsrichtung einzuschlagen. Die hierher gehörigen Elemente treten ontogenetisch früher auf, als die meisten anderen Zellen des Markes; die Mehrzahl der Zellen, die man bei jungen Hühner- oder Selachierembryonen mit der Chromsilberfärbung darzustellen vermag, stellen solche dar und der Komplex ihrer Fortsätze macht sich schon in früher Periode der Entwickelung, auch bei gewöhnlichen Färbungen, als ein ansehnliches, den Centralkanal von der ventralen Seite her bogenförmig umsäumendes Bündel (schon von Remak beobachtet), das halbkreisförmige Stratum von Hensen oder die Formatio arcuata von His, bemerkbar. In der Anordnung der Kommissurenzellen herrschen wie es scheint je nach den einzelnen Tieren Unterschiede vor. Bei Vögeln, Amphibien und auch kleineren Säugern liegen sie nach den wiederholten Versicherungen Golgi's,

---

[1]) J. Gerlach, Von dem Rückenmark, Stricker's Handbuch, Bd. II, p. 688.

[2]) T. Beisso, Del midollo spinale. Genova 1873.

[3]) Huguenin, Allgemeine Pathologie der Krankheiten des Nervensystems. I. Allgemeine Einleitung, Zürich 1873.

[4]) A. Pick und O. Kahler, Weitere Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Central-Nervensystems. Archiv f. Psychiatrie, Bd. X, 1880, p. 353.

[5]) O. Kaiser, Die Funktionen der Ganglienzellen des Halsmarkes. Gekrönte Preisschrift, Haag, Mart. Nijhoff, 1891, p. 71.

Cajal's[1]) und Cl. Sala's[2]), denen ich mich auf Grund eigener Erfahrungen anschliessen kann, über alle Teile der grauen Substanz regellos verbreitet, beim Menschen aber finde ich, dass dies keineswegs der Fall ist, vielmehr erscheinen sie hier an bestimmte Gebiete der grauen Substanz geknüpft, deren Grenzen sie nie überschreiten. Zunächst bilden sie im medialen Winkel der Vorderhörner eine ansehnliche, sehr in die Augen springende Zellgruppe, die zwar schon von vielen anderen Forschern gesehen und auch von manchen, wie Laura[3]), Pick[4]) und Mayser[5]) in ihrer Beziehung zur vorderen Kommissur richtig erkannt, zuerst aber von mir bei der Maus und dem menschlichen Embryo[6]) durch den ihr gebührenden Namen „Kommissurengruppe" gekennzeichnet wurde. Am schärfsten hebt sie sich als selbständiger Kern im Lendenmark, namentlich zwischen dem I. und III. Lumbalsegment hervor; hier erscheint sie von den motorischen Zellenanhäufungen durch eine breite zellenarme Zone, sowie auch durch eine charakteristische Einbuchtung des vorderen Konturs der Vorderhörner geschieden. Auch in der Halsanschwellung ist sie als besondere Gruppe deutlich nachweisbar, während sie sich allerdings im Dorsalmark ohne scharfe Grenze an die motorischen Zellen anschliesst. Unsere Kommissurengruppe deckt sich mit der „medialen Vorderhorngruppe" der meisten Autoren; am genauesten geschildert und abgebildet in Lage, Ausdehnung und Mächtigkeit für Mensch und Gorilla finden wir sie bei Waldeyer (a. a. O. p. 92), der sie als „mediale vordere Gruppe der Vorderhornzellen" bezeichnet. Unter demselben Namen weist sie auch O. Kaiser (a. a. O. p. 72) bei dem Menschen und einer Anzahl von Säugetieren als „ununterbrochene Säule" nach; wenn aber dieser Autor sie eben aus diesem Grunde zu der in analoger Weise über ein längeres Gebiet aus-

---

1) S. R. y Cajal, Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. Anat. Anz., Jahrg. V, 1890, p. 95.

2) Cl. Sala, Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona 1892, p. 12.

3) G. B. Laura, Sur la structure de la moëlle épinière. Archives italiennes de Biologie, Tome I, 1882.

4) A. Pick, Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Centralnervensystems. Archiv f. Psychiatrie, Bd. VIII, 1878, p. 288.

5) P. Mayser, Experimenteller Beitrag zur Kenntnis des Baues des Kaninchenrückenmarkes. Archiv f. Psychiatrie, Bd. VII u. Bd. IX.

6) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Entwickelung der Markscheiden und den Faserverlauf im Rückenmark der Maus. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 33, 1889, p. 81.

gedehnten Längsmuskulatur des Rückens in Beziehung bringt, so ist das irrtümlich oder zumindest haltlos. Denn wir haben es hier nicht, wie Kaiser meint, mit motorischen Elementen, d. h. Ursprungskörpern vorderer Wurzelfasern, zu thun, sondern mit Zellen, die ihre Fortsätze in die vordere Kommissur und durch deren Vermittelung in die weisse Substanz der gekreuzten Seite gelangen lassen, deren funktioneller Charakter also einstweilen nicht mit Sicherheit bestimmt werden kann.

Da nun also die morphologische Bedeutung der Elemente dieser Gruppe aufgedeckt ist, so ist es meiner Ansicht nach auch hier an der Zeit, ihre provisorischen topographischen Bezeichnungen ad acta zu legen und die Zellenkolonie im medialen Winkel der Vorderhörner nie anders als Kommissurengruppe zu nennen. Denn diese Bezeichnung gründet sich schon auf ein wesentlicheres Merkmal ihrer Zellen. Aber trotzdem ist sie auch nur als provisorisch zu betrachten und muss wohl eines Tages einem anderen Namen weichen, wenn einmal die funktionelle Bedeutung der Gruppe aufgeklärt sein wird. Die anatomische Erforschung des Nervensystems hat das Eigenartige an sich — und das ist es gerade, was ihr einen so aussergewöhnlichen Reiz für jeden Denkenden verleihen muss — dass sie bei ihrem Fortschreiten stets in eine Erkenntnis des funktionellen Zusammenhanges ausmündet. Der Fortschritt eines Wissensgebietes spiegelt sich immer in den einschlägigen Bezeichnungen wieder und so ist vorauszusehen, dass eines Tages die Nomenklatur der Nervenhistologie ganz oder zum grossen Teile von physiologischen Gesichtspunkten beherrscht sein wird.

Ich möchte noch bemerken, dass man an Weigert'schen Präparaten oft den Eindruck gewinnt, als würde sich von der Kommissurengruppe ein starkes Bündel den Vorderwurzeln zugesellen. Dies beruht auf der schon berührten Thatsache, dass die aus der motorischen Gruppe entspringenden Wurzelbündel in der Regel nicht gleich radiär auswärts streben, sondern zunächst in der grauen Substanz schief medianwärts und nach vorn ziehen, so dass sie fächerförmig konvergierend einen Punkt des vorderen Vorderhornrandes in der Nähe der Kommissurengruppe erreichen und erst hier, an der Eintrittsstelle in die weisse Substanz, in die radiäre Direktion umlenken. Es ist leicht verständlich, wie hierdurch jener Anschein hervorgerufen werden kann.

Nach hinten findet die sonst so scharf markierte Zellengruppe keinen bestimmten Abschluss, vielmehr sehen wir sie hier im Zusammenhange mit einer Reihe von Zellen, die sich längs des

medialen Randes der Vorderhörner, ein streifenförmiges Gebiet von diesen in Anspruch nehmend, in weniger dichter Anordnung, kettenartig aneinandergefügt gegen die centralen Teile der grauen Substanz erstrecken. Es scheint mir nicht gerechtfertigt, diesen Zellen, die gleichfalls Kommissurenzellen repräsentieren, den Rang einer besonderen Gruppe beizulegen, wie es Waldeyer durch die Bezeichnung „mediale hintere Zellen der Vorderhörner" thut, vielmehr möchte ich ihren Komplex einfach als die hintere, etwas aufgelockerte Fortsetzung der Kommissurengruppe aufgefasst wissen.

In noch viel weniger dichter Anordnung und auch schon mit Strangzellen reichlich untermischt treten uns ferner Kommissurzellen in direktem Anschluss an die Kommissurengruppen der Vorderhörner in weiter hinten gelegenen Ebenen, an der Wurzel der Vorderhörner zu beiden Seiten der vorderen Kommissur, und dann auch im mittleren Abschnitt der grauen Substanz, seitlich vom Centralkanale, entgegen. Die die Kommissur und den Centralkanal im engeren Umkreise umgebende Zone ist ausschliesslich für sie reserviert, aber sie verlagern sich auch weiter nach aussen, wo sie dann schon den Raum mit Zellen anderer Gattung teilen müssen. Von den „Mittelzellen" des Rückenmarkes gehören viele hierher. Immerhin aber ist zu betonen, dass sie nicht über die gesamte Breite der Mittelzone verstreut sind, sondern nur deren medialer und vorderer Abteilung angehören. In der Querrichtung überschreiten sie wohl kaum die sagittale Halbierungslinie der Vorder-Hintersäulen, in der sagittalen nie die Querebene durch den hinteren Rand des Centralkanales. Vollkommen vermisst werden sie (meine Angaben beziehen sich natürlich nur auf das menschliche Rückenmark): 1. im grössten Teil der Vorderhörner, wovon sie nur den medialen Abschnitt in Anspruch nehmen; 2. im Seitenhorn und, wo ein solches nicht als besondere Bildung zum Ausdrucke kommt, im entsprechenden Abschnitt der grauen Substanz, und 3. in der ganzen hinteren Hälfte des Rückenmarkes, wenn man die Halbierungs-Ebene durch den hinteren Rand des Centralkanales gelegt annimmt. Auf den Mangel von Kommissurenzellen im gesamten Hinterhorn sei noch besonders hingewiesen; denn hier liegt ein Faktum vor, wodurch das Rückenmark des Menschen und der höheren Säuger zu dem von anderen Wirbeltieren und kleineren Säugern in einen gewissen Gegensatz tritt. Wie zuerst Edinger[1]) nachwies, sieht

[1]) L. Edinger, Vergleichend-entwickelungsgeschichtliche und anatomische Studien im Bereiche des Central-Nervensystems. Anat. Anz., Jahrg. IV, 1889,

man bei gewissen Fischen (Trygla) und Amphibien (Rana) sehr klar Fasern aus den Hinterhörnern auftauchen, die sich nach Durchsetzung der vorderen Kommissur dem gekreuzten Vorderseitenstrang beigesellen. Die Edinger'schen Fasern wurden neuerdings von Cajal beim Hühnchen, von Sala bei Rana mit der Golgi'schen Methode bestätigt und auch in ihrer Bedeutung ans Licht gesetzt durch den Nachweis, dass es sich um die Nervenfortsätze von Kommissurenzellen handelt, die in weiter hinten gelegene Gebiete der grauen Substanz gerückt sind. Bei höheren Säugern aber und namentlich beim Menschen giebt es solche Fasern und Zellen entschieden nicht; die vordere Kommissur empfängt hier, wie man aus Tafel III. ersieht, alle ihre Bestandteile von vorn und von der Seite her, d. h. aus dem medialen Bezirk der Vorderhörner und der Mittelzone der grauen Substanz, von hinten aber gewiss keine einzige Faser. — Aber auch für die Tiere, wo sie unzweifelhaft nachgewiesen sind, vermag ich es nicht recht einzusehen, warum Edinger gerade diesen Fasern resp. Zellen einen so hervorragenden Anteil vor anderen Kommissurenzellen an der centripetalen Fortleitung sensibler Reize beilegt; wissen wir doch, dass die sensiblen Kollateralen fast alle Teile der grauen Substanz, selbst die Vorderhörner mit ihren Endbäumchen durchflechten; sie können daher zu den Kommissurenzellen Beziehungen eingehen, wo immer diese liegen. Will man also den in Edinger's Anschauungen ausgesprochenen anregenden Grundgedanken beibehalten, so kann das nur in etwas modifizierter Form geschehen, d. h. durch Ausdehnung der von Edinger nur für die von hinten kommenden Kommissurenfasern beanspruchten Rolle auf alle Elemente der vorderen Kommissur, auf alle Kommissurenzellen, in welcher Form die Hypothese einen plausibleren Charakter annimmt.

Was den Typus der Kommissurenzellen betrifft, so gilt hier auch was an einer früheren Stelle bezüglich der motorischen Zellen gesagt wurde: dass man darüber nur durch Untersuchung des ausgebildeten Rückenmarkes zutreffende Anschauungen gewinnen kann. Es ergiebt sich, dass sich die einzelnen Kommissurenzellen in dieser Beziehung verschieden verhalten. Die Zellen in der inneren Ecke der Vorderhörner, d. h. die der eigentlichen „Kommissurengruppe" nehmen den anderen hierhergehörigen Elementen gegenüber eine besondere Stellung ein. Sie zeichnen sich vor allem durch ihre Grösse aus; sie stehen in dieser Hinsicht oft nicht viel

p. 121. — Ferner: Einiges vom Verlaufe der Gefühlsbahnen im centralen Nervensystem. Deutsche mediz. Wochenschr. 1890, Nr. 20.

den motorischen Zellen nach, daher auch die Neigung früherer Beobachter, sie gleich jenen, als motorische Elemente aufzufassen. Es sind plumpe, sternförmige, oft auch längliche Zellen; bei der letzteren Form liegt die Zelle immer in der Richtung des medialen Vorderhornrandes. Auch die Anordnung und Beschaffenheit ihrer Dendriten hat etwas Eigenartiges an sich; die Äste sind sehr derb und lassen teilweise eine bündelartige Gruppierung erkennen. Ein dichtes, auffallend steifes und geradliniges Büschel, aus streng parallelen Ästen bestehend, zieht dem medialen Rand des Vorderhorns entlang zur Gegend der vorderen Kommissur hin ohne diese freilich in der Regel zu erreichen, nur ab und zu sieht man einige Spitzen in sie einbiegen. Oft kommt es vor, dass einzelne Dendriten diesen Rand verlassen und sich den Weg zur Kommissur in der Bahn eines Gliaseptums schief durch den Fissurenstrang (innerster Teil des Vorderstranges) hindurch abkürzen.

Ein zweites Dendritenbüschel taucht aus der Gruppe lateral auf und dringt von innen her in die motorischen Gruppen ein. Hier kommt sehr viel darauf an, wie die gegenseitigen Lagebeziehungen der Kommissurengruppe und der motorischen Zellhaufen sind. Liegen sie weiter auseinander, wie in der Lumbalgegend, so liegt ein geschlossenes, oft eine Strecke am vorderen Rand des Vorderhorns hinlaufendes, sich aber dann immer über den ganzen Umfang der motorischen Gruppe ausbreitendes Dendritenbündel vor, stehen sie näher beisammen, so ist auch die Anordnung der in Rede stehenden Dendriten ungezwungener. Die ganze so typische Anordnung dieser Äste weist augenscheinlich auf eine physiologische Bedeutung hin und ich möchte die Vermutung aussprechen, dass diese lateralen Dendriten es auf einen Kontakt mit den Endästen der Reflexkollateralen, die sich zwischen den motorischen Zellen verzweigen, abgesehen haben.

Die anderweitigen Dendriten sind diesen gegenüber als kurze zu bezeichnen, sie verästeln sich zumeist innerhalb der Gruppe selbst oder in deren Nähe; manche davon lassen ihre Endspitzen in die weisse Substanz hineinragen; von allen Nervenzellen des Rückenmarkes kommt dieses Verhalten hier noch am konstantesten zum Ausdrucke.

Die weiter hinten gelegenen Kommissurenzellen sind im allgemeinen von geringerem Umfang, doch giebt es darunter auch ziemlich ansehnliche Exemplare. Auch ihre Form wechselt. Die unmittelbar hinter der „Kommissurengruppe“ der Vorderhörner befindlichen und die sich daran hinten bis zur vorderen Kommissur

anschliessenden Zellen erscheinen der Mehrzahl nach von länglicher Gestalt, mit der Achse sagittal gestellt, ihre Dendriten oft in ein vorderes und hinteres Büschel geordnet; weiter nach hinten gewinnt die Sternform die Oberhand, doch kommen hier ebenso auch spindelige, in beliebiger Richtung geneigte, wie dort mehr gedrungene Formen zur Beobachtung; weder hier noch dort handelt es sich also um ein durchgreifendes Verhalten. Bei den typischen, d. h. dem Durchschnittsverhalten entsprechenden Exemplaren ist die Zahl der Dendriten beschränkt und auch ihre Verästelungsweise sehr einfach, daher diese Zellen leicht zu überblicken und bildlich wiederzugeben sind; dafür aber lassen ihre Äste einen sehr gestreckten, geraden und langen Verlauf erkennen, so dass sie oft weite Gebiete des Markes umspannen. Es ist das ein Typus, der, wie wir sehen werden, nicht nur für die Kommissurenzellen allein, sondern für die Strangzellen im allgemeinen als Durchschnittsform massgebend ist. Die im medialen Abschnitt der Vorderhörner befindlichen Kommissurenzellen strecken ihre Dendriten nicht selten in die weisse Substanz hinein.

Der Nervenfortsatz entspringt entweder direkt vom Zellkörper oder häufiger von einem Dendritenstämmchen und zieht gewöhnlich unter schwach welligem Verlauf (die von vorne kommenden Fasern zeigen einen besonders gestreckten Gang), manchmal auch unter stärkeren Biegungen, zur vorderen Kommissur, die er, schief nach vorn ansteigend, hübsch bogenförmig, unter Bildung einer Kreuzungsfigur in der Mittellinie durchsetzt, um sofort in den unmittelbar davor gelegenen Abschnitt der Vorderstränge, wo Pyramiden vorhanden sind, in das sogenannte „Grundbündel“, einzumünden.

Über die Art und Weise des Verhaltens der Fortsätze in der weissen Substanz verdanken wir R. y Cajal wichtige Aufschlüsse, die für die Strangzellen im allgemeinen gelten. Cajal wies beim Hühnchen nach (Anat. Anz. V. p. 112), dass deren Übergang in die Längsfasern der Stränge auf zweierlei Weise erfolgen kann: entweder durch direkte Umbiegung (wie dies Golgi zuerst sah), wobei es Cajal schien, als würden sich die meisten cerebralwärts wenden, oder durch T-förmige Teilung in einen auf- und absteigenden Schenkel von oft verschiedenem Kaliber. Auch v. Kölliker und Van Gehuchten bestätigen das Vorkommen dieser Bifurkation, deren Nachweis von hohem Interesse ist, indem dadurch auch gewisse Erscheinungen der sekundären Entartung, speziell das gleichzeitige Vorkommen auf- und absteigender Degenerationen in

denselben Systemen der weissen Substanz bei partiellen Zerstörungen des Rückenmarkes, ihre Erklärung finden kann. Ich kenne das von Cajal nachgewiesene Verhalten am genauesten vom Hühnchen und von Selachierembryonen, wo jene Bifurkation sowohl an Längs- wie an Querschnitten als häufige Erscheinung sehr deutlich zur Anschauung kommt. Trifft es aber auch für den Menschen zu?

Es ist mir nun unlängst gelungen, aus dem Rückenmarke eines 18 und eines 20 cm langen Embryos Präparate herzustellen, an denen diese Frage bezüglich der Kommissurenzellen, dank den hierfür besonders günstigen Imprägnationsverhältnissen in der Gegend der Kommissur, entschieden werden konnte. Fast an allen der einmündenden Kommissurenfasern liess sich die Teilung konstatieren, und zwar stets im hintersten Abschnitt des Fissurenstranges, unweit vor der Kommissur. Hierbei fiel mir auf, dass der eine Teilungsast fast immer viel dünner war als der andere. Der dünnere Ast verschwand stets sofort, offenbar wegen seiner Umbiegung in die Längsrichtung, den anderen sah ich oft auf dem Querschnitte noch weiter nach vorn ziehen, sei es als zusammenhängende Faser, sei es in Form zahlreicher, durch den schiefen (wahrscheinlich aufsteigenden) Verlauf bedingter Bruchstücke.

Der Nervenfortsatz der Kommissurenzelle erscheint im Rückenmarke des Menschen in der Mehrzahl der Fälle ganz unverästelt. Nur ab und zu gewahrte ich daran einige — 1—3 — sehr zarte Zweigchen, und zwar bald an dem Abschnitt vor der Kommissur oder in dieser selbst, bald erst an der Stelle, wo die Faser in den Vorderstrang eintrat. Sie schlugen alle die Richtung nach hinten, gegen das Zwischengebiet der grauen Substanz, ein, endigten aber schon bald, ohne es zu erreichen, in der Nähe ihrer Ursprungsstelle. Diese Äste hat Golgi entdeckt. Anders steht es um diese Äste bei den kleinen Säugern. R. y Cajal[1]) und Van Gehuchten[2]) beschrieben und zeichneten bei der Maus und Ratte ansehnliche Kollateraläste, die die Kommissurenfasern jenseits der Kreuzungsstelle bei ihrer Einmündung in die weisse Substanz rückläufig an das Gebiet der vorderen Kommissur abgeben. Ich habe

[1]) R. y Cajal, Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal. Barcelona 1890, p. 15.

[2]) A. Van Gehuchten, La Structure des Centres nerveux. La Cellule, Tome II, 1891. p. 81.

diese Äste namentlich beim Kaninchen beobachtet und gebe davon in Fig. 38 S. 257 eine Abbildung, aus der man ersehen wird, wie mächtig sie hier entwickelt sind. Nur finde ich hier eine andere Verlaufsrichtung, als sie jene Forscher angeben: sie gehen nicht zur vorderen Kommissur zurück, sondern dringen in weiter hinten gelegene Bezirke der grauen Substanz ein. Im menschlichen Rückenmarke gelang es mir nicht, so starke Äste nachzuweisen; überhaupt möchte ich hier die Kommissurenzellen im Vergleich zu den anderen Strangzellen als unverzweigt charakterisiren.

Hier ist der Ort, um über gewisse merkwürdig dislozierte Kommissurzellen zu berichten, die ich unlängst[1]) im Rückenmarke von Hühnerembryonen beobachtet habe. Diese Zellen fanden sich ungefähr im Grenzgebiet zwischen Vorder- und Seitenstrang, ganz auf die Oberfläche hinaus verlagert, ja sie bewirkten hier durch ihren Komplex ein sanftes Hügelchen. Durch ihre oberflächliche Lage hatten einige von den Elementen eine ganz merkwürdig abgeflachte Form angenommen, so dass sie sich auf dem Querschnitte manchmal wie tangentiale Stäbe ausnahmen. Der Axon konnte öfters durch die weisse Substanz und das Vorderhorn hindurch in die vordere Kommissur verfolgt werden; es können daher über die Natur dieser Zellen keine Zweifel bestehen. Ich habe diese Gruppe im Hühnchenrückenmarke so oft wahrgenommen, dass ich ihr Auftreten, wenn auch nicht für konstant, so doch für eine sehr häufige Erscheinung halten muss. Durch Serienschnitte habe ich mich übrigens überzeugt, dass es sich nicht um einen kontinuierlichen Streifen, sondern um kleine Häufchen, die ganz ohne jede Gesetzmässigkeit der Anordnung auftreten können, handelt. Gleichzeitig mit mir scheint auch R. y Cajal[2]) derartige Zellen beim Hühnchen beobachtet zu haben, doch hat er die betreffenden Zellen, die er übrigens nur ganz kurz erwähnt ohne sie genauer zu beschreiben, nicht als Kommissurenzellen erkannt.

Es ist mir fraglich geblieben, ob diese Zellen identisch sind mit denjenigen, die Hoche[3]) vor einigen Jahren in der unteren

---

[1]) M. v. Lenhossék, Über oberflächliche Nervenzellen im Rückenmarke des Hühnchens. In: Beiträge zur Histologie d. Nervensystems u. der Sinnesorgane, 1894, p 81.

[2]) S. R. y Cajal, Nuevo Concepto de la Histologia de los Centros nerviosos. Barcelona 1893, p. 63.

[3]) A. Hoche, Beitrag zur Kenntnis des anatomischen Verhaltens der menschlichen Rückenmarkswurzeln im normalen und im krankhaft veränderten Zustande. Habilitationsschrift, Heidelberg 1891.

Abteilung des menschlichen Rückenmarkes an der Austrittsstelle der vorderen Wurzeln beobachtet hat und die neuerdings auch von Bräutigam[1]) bestätigt wurden. Die Hoche'schen Zellen lagen nicht eigentlich, wie die von mir beschriebenen, an der Peripherie des Rückenmarkes lateralwärts von den vordern Wurzeln, sondern vielmehr in diesen selbst, eingeschaltet zwischen ihre Bündel, auch schienen sie sich durch den Besitz einer endothelialen Kapsel mehr an die Kategorie der peripherischen — entweder sympathischen oder cerebrospinalen — Nervenzellen, als an die der centralen Nervenzellen anzuschliessen. Bezüglich der Bedeutung der Hoche-schen Zellen ist auf das p. 258 Gesagte zu verweisen. Ich glaube also, dass hier verschiedene Bildungen vorliegen. — Dagegen scheint mir die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass das kleine Feld, das in der Fig. 441 p. 192 der v. Kölliker-schen Gewebelehre, 6. Auflage, II. Bd. (Querschnitt des Rückenmarkes der Taube) an der Oberfläche des Seitenstranges hell gelassen ist, der hier beschriebenen Zellgruppe entspricht.

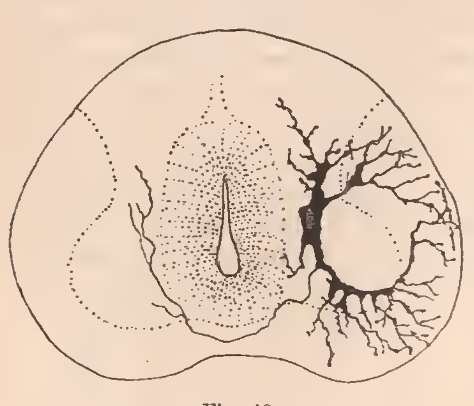


Fig. 49.
Aus dem Rückenmarke eines 30 mm langen Pristiurusembryos. Kommissurenzelle, deren Fortsatz sich in der grauen Substanz der anderen Seite verästelt.

Aber nicht alle Fasern, die, aus Kommissurenzellen der grauen Substanz entspringend, die vordere Kommissur passieren, lenken in die weisse Substanz ein. Golgi erwähnt an einer Stelle seiner Rückenmarksarbeit[2]), dass er manchmal den Eindruck gewonnen hat, „dass der Nervenfortsatz nach seinem Durchtritt durch die Kommissur sich in zahlreiche Fibrillen auflöst und in dem Nervennetz der grauen Substanz aufgeht". Leider kam Golgi auf seine Beobachtung nie wieder zurück und gab auch keine Abbildung davon und da auch andere Forscher nichts Analoges be-

[1]) H. Bräutigam, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Conus medullaris. Arbeiten aus Obersteiner's Institut in Wien, 1892, p. 123.

[2]) C. Golgi, Über den feineren Bau des Rückenmarkes. Anat. Anz., Jahrg. V, 1890, p. 300. — Sammelwerk, p. 222.

obachtet haben, so schien sie bestimmt zu sein, in Vergessenheit zu geraten. Erst in der I. Auflage dieses Buches findet sich diese Zellsorte wieder erwähnt und auch durch die vorstehende Figur (Fig. 49) bildlich illustriert. Ich hatte sie sowohl bei Pristiurus, einem Sclachicr wie auch bei neugeborcnen Meerschweinchen und Kaninchen in seltenen Fällen beobachtet und charakterisierte sie als Zellen, deren Fortsatz sich, abweichend von dem Verhalten

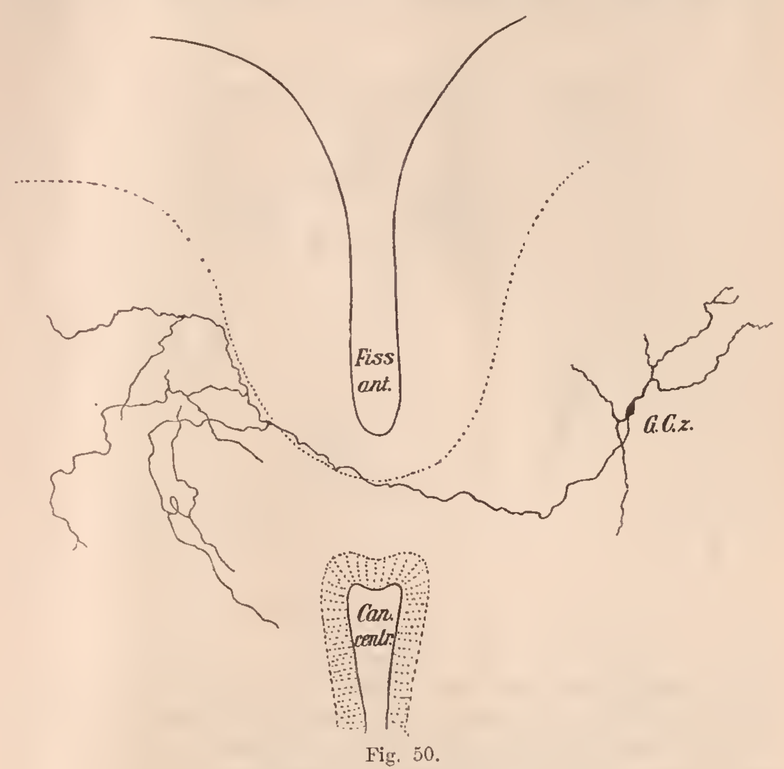


Fig. 50.

Aus dem Halsteile des Rückenmarkes eines 18 cm langen menschlichen Embryos. G.C.z. Golgi'sche Kommissurenzelle.

der übrigen Kommissurenfasern, jenseits der Kreuzung in die grauc Substanz des Vorderhorns der anderen Seitc begiebt, um sich darin gleich in eine Anzahl von Endästen aufzulösen.

Damals war es mir noch nicht gelungen, beim Menschen derartige Formen ausfindig zu machen. Seitdem[1]) gelang mir dies in-

[1]) M. v. Lenhossék, Über Golgi'sche Kommissurenzellen. In: Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane, 1894, p. 87.

des in mehreren Fällen am Rückenmarke einer 18 cm langen Frucht, und ich glaube demnach, dass wir es hier mit einem wenn auch seltenen, so doch konstanten Bestandteil des menschlichen Rückenmarkes zu thun haben. Fig. 50 vergegenwärtigt das Verhalten dieser Elemente. Der Nervenfortsatz der in der rechten Kommissurengruppe gelegenen Zelle durchsetzt in gewohnter Weise die vordere Kommissur, zieht dann, auf der anderen Seite angelangt, eine Strecke am medialen Rande des Vorderhorns dahin,



Fig. 51.
Querschnitt des Rückenmarkes eines 8tägigen Hühnerembryos nach R. y Cajal (Anat. Anzeiger, Jahrg. V, 1890, p. 35.). Strangzellen und Kommissurenzellen mit T-förmig geteiltem Nervenfortsatz. In der vorderen Kommissur zwei im Wachstum begriffene Fasern mit Wachstumskeule.

um sich aber bald in drei Äste aufzulösen, die in das Vorderhorn eindringen und, teilweise unter weiterer Teilung, in dessen centralen Teilen frei auslaufen.

Es handelt sich hier um Kommissurenzellen, die durchaus nur auf Vorderhornelemente, die genau in derselben Querschnittshöhe liegen, einzuwirken haben. Ich möchte sie als kurze oder Golgi'sche Kommissurenzellen bezeichnen. Es ist vom physiologischen Standpunkte aus zu verwundern, dass derartige Elemente nicht zahlreicher vorkommen und man kann sich dies bloss

durch die Annahme erklären, dass auch jene Kommissurenzellen, deren Axon in die Längsrichtung einlenkt, durch die ersten Kollateralen ihrer in den Vordersträngen hinziehenden Teilungsäste die gleiche Funktion besorgen können. Auch mit den eigentlichen Golgi'schen Zellen (Dendraxonen) haben diese Elemente in Bezug auf ihr histologisches Verhalten gewisse Berührungspunkte, ja man kann sie geradezu als Übergangsformen zwischen diesen und den Inaxonen auffassen. — Als hierhergehörig möchte ich die Faser a in der Fig. 16 der Van Gehuchten'schen Rückenmarksarbeit[1]) deuten.

Hier mögen auch jene schon bei der Besprechung der Einteilung der Rückenmarkszellen berührten Formen ihren Platz finden, die sich in Lage und Form wie Kommissurenzellen verhalten, mit dem Unterschiede aber, dass der Ausläufer noch vor der Kommissur einer Teilung unterliegt und nur den einen Teilungsast in den gekreuzten Vorderstrang gelangen lässt, während der andere in die weisse Substanz derselben Seite eintritt. Wir verdanken die Kenntnis dieser bilateralen Kommissurenzellen, wie ich sie nennen will (Van Gehuchten[2]) nennt sie „Cellules hécatéromères"), R. y Cajal, der sie beim Hühnchen nachgewiesen und durch mehrere lehrreiche Abbildungen vergegenwärtigt hat, wovon eine in der beistehenden, schon einmal reproduzierten Figur 51 wiedergegeben ist. Hier sehen wir also Zellen, die durch die Teilungsäste ihres Fortsatzes und deren Kollateralen auf beide Hälften der grauen Substanz gleichzeitig einwirken können.

3. Strangzellen des Vorder- und Seitenstranges (s. Tafel IV). Hierher gehört die überwiegende Mehrzahl der in die graue Substanz des Rückenmarks eingebetteten Nervenzellen. Teils zerstreut, teils zu Gruppen angeordnet, bevölkern sie alle Teile der grauen Substanz, mit Ausnahme der Stellen, die durch die motorischen Gruppen und die Kommissurengruppen der Vorderhörner in Anspruch genommen sind, sowie auch mit Ausnahme der unmittelbaren Umgebung des Centralkanales. Ihr Hauptsitz, wo sie am zahlreichsten beisammen liegen, ist die mittlere Zone der grauen Substanz, d. h. das ganze ansehnliche Gebiet zwischen Vorder- und Hinterhörnern, nur dessen medialsten Abschnitt abge-

---

1) A. Van Gehuchten, La structure des centres nerveux. La moëlle épinière, La Cellule, T. VI, 1891, p. 86.

2) A. Van Gehuchten, Le système nerveux de l'Homme, Lierre 1893, p. 215.

rechnet, den sie den Kommissurenzellen überlassen. Von hier aus erstrecken sie sich aber sowohl in die Vorder- wie Hinterhörner hinein, bilden an der Wurzel der letzteren als Clarke'sche Säulen besondere Anhäufungen, sammeln sich in der Spitze des Seitenhorns zu einer wohlumgrenzten Gruppe u. s. w. Es ist nicht möglich, über Grösse und Form der Vertreter dieser Zellkategorie etwas allgemein Gültiges auszusagen, in jeder Beziehung lassen sich Ausnahmeformen finden, die eine dogmatische Charakteristik Lügen strafen würden. Im allgemeinen gehören sie zu den mittleren und kleinen Zellen des Markes, doch kommen hin und wieder Exemplare zur Beobachtung, die an Grösse den motorischen Zellen wenig nachstehen. Viele Zellen sind von gleichmässig eckigem, sternförmigem Habitus, andere aber spindelförmig in die Länge gezogen, und dann mit der Achse in jeder beliebigen Richtung eingestellt. Der Typus ihrer Verästelung ist für die Mehrzahl derselbe, wie er oben für die Kommissurenzellen geschildert wurde, d. h. sie besitzen nicht besonders zahlreiche und nur schwach verästelte, aber lange und weit ausgestreckte Dendriten. Wir finden diese Zellen, wie erwähnt, teils einzeln, teils zu Gruppen vereinigt, doch ist zu bemerken, dass diese Gruppen mit Ausnahme der Clarke'schen Säulen keine Einheiten im Sinne eines durchaus gleichartigen Verlaufs der Nervenfortsätze bilden, denn, wie schon Golgi gezeigt hat, können knapp neben einander befindliche Zellen ihre Ausläufer in weit auseinander liegende Bezirke der weissen Substanz senden. Die zahlreichen Nervenfortsätze, die aus dieser Zellengattung entspringen, kreuzen sich häufig innerhalb der grauen Substanz, beschreiben wellenförmige oder eckige Biegungen, ja bilden oft förmliche Schlingen, wie bei Zelle 2 der Tafel IV, und lenken auch vielfach in tiefer und höher gelegene Querebenen über, in welchem Falle natürlich nur ein Teil davon an ein und demselben Schnitt bis zur weissen Substanz verfolgt werden kann. Jeder gelungene Schnitt wird indes eine Anzahl von Strangzellen darbieten, bei denen es möglich ist, den Fortsatz von seiner Zelle bis zu seiner Einmündung in die Stränge zu beobachten und wenn man viele Schnitte untersucht und die gewonnenen Befunde sorgfältig in eine oder einige Zeichnungen eingetragen hat, was freilich einige Mühe verursacht, wird man doch einen gewissen Überblick über die Verhältnisse dieser Zellen gewonnen haben. Auf solche Weise wurde die Taf. IV zusammengestellt, wobei ich bemerke, dass die Präparate, die ihr als Vorlage gedient hatten, alle dem Lendenmark ein und desselben

30 cm langen Embryos entnommen waren. Der Fortschritt, den solche Anschauungen, wie sie diese Figur darbietet, gegenüber dem früheren Standpunkte repräsentieren, muss sofort einleuchten; gewinnen wir doch hier Einsicht in Verhältnisse, die uns noch vor kurzem verhüllt waren.

Trotz ihren vielfachen Kreuzungen und Windungen, ihren scheinbar oft verschlungenen Bahnen, lassen die aus der grauen Substanz hinausstrebenden Fortsätze in ihrer Anordnung und Verlaufsrichtung doch nicht eine gewisse Regelmässigkeit vermissen, die zum Teil schon dadurch bedingt ist, dass die Zellen sich fast immer hinter der Querlinie befinden, in der ihr Fortsatz in den Markmantel einmündet, daher sich der Fortsatz also stets nicht nur auswärts, sondern mehr oder weniger auch nach vorn zu wenden hat. Ausnahmefälle, wie die Zellen 11 und 36, sind selten. Dann aber erhält ihr Verlauf noch dadurch einigermassen ein regelmässiges Gepräge, dass alle ungefähr radiär aus der grauen Substanz ausstrahlen, und zwar von einem fiktiven Centrum beherrscht, das etwa dem Mittelpunkt des Mittelteiles der grauen Substanz entsprechen würde.

Bei der Majorität der Strangzellen stellt sich der Fortsatz als einheitliche, ungeteilte Faser dar, zwar mit Seitenästchen ausgestattet, aber seine Individualität bewahrend. Aber nicht immer ist dies der Fall; oft sehen wir ihn noch innerhalb der grauen Substanz einer Teilung unterliegen in zwei oder drei Schenkel, die sich durch ihr ansehnliches Kaliber wie durch den Umstand, dass sie sich alle bis in die Längsstränge verfolgen lassen, als gleichwertige Derivate des Fortsatzes und nicht etwa als etwas stärkere Seitenfibrillen dokumentieren. Das beste Objekt zum Studium dieses von Golgi entdeckten, von Cajal beim Hühnchen ausführlicher beschriebenen wichtigen Verhaltens stellt auch nach meinen Erfahrungen unstreitig das Rückenmark von Hühnerembryonen dar. Hier erhält man die klarsten Anschauungen darüber, s. die oben reproduzierte Figur 51. Nicht immer bleiben die Teilungsschenkel nahe beieinander, vielmehr zeigen sie oft eine starke Divergenz, so dass sie sich in weit auseinander liegende Abteilungen des Markmantels einsenken. Cajal[1]) teilt beim Hühnchen diese von ihm „Cellules à cylindre-axe complexe" (Zellen mit geteiltem Nervenfortsatz, Schizaxonen) genannten

1) S. R. y Cajal, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet. Anat. Anz., Jahrg. V, 1891, p. 635.

Elemente auf Grund des verschiedenen Verlaufs der Teilungsäste in folgende Formen ein: 1. Zellen der beiderseitigen Vorderstränge, unter Übertritt eines Teilungs-Astes durch die vordere Kommissur; 2. Zellen des Seitenstranges der einen und des Vorderstranges der anderen Seite; 3. Zellen des Hinterstranges derselben und des Vorderstranges der gekreuzten Seite; diese drei Gattungen gehören in die Kategorie der schon oben zur Sprache gebrachten „Kommissurenzellen mit geteiltem Fortsatz oder bilateralen Strangzellen"; 4. Zellen, deren Teilungsäste in die weisse Substanz derselben Seite, sei es in die gleichen, sei es in verschiedene Abteilungen derselben, eintreten. — Auch bei Säugern vermochte Cajal in seiner zweiten Rückenmarksarbeit[1]), ähnlich wie zur gleichen Zeit v. Kölliker, die fragliche Teilung nachzuweisen; in der Figur 2 derselben sehen wir mehrere hierhergehörige Zellen mit ihren gespaltenen Nervenfortsätzen abgebildet. Van Gehuchten (a. a. O.) bestätigte Cajal's Befund, den er mit einigen Worten in gleicher Weise schildert und auch in den Figuren 15 und 16 seines Aufsatzes vom Hühnchen und dem Kalbsembryo zur Darstellung bringt.

Auch im menschlichen Rückenmarke, das uns ja am meisten interessieren muss, finde ich dieses Verhalten häufig ausgeprägt, doch scheinen mir hier nicht alle beim Hühnchen nachweisbaren Formen vorhanden zu sein. Bei den Teilungen, die ich sah, begaben sich die zwei oder drei Teilungsäste entweder unweit von einander in denselben Abschnitt der weissen Substanz, oder sie liessen eine rechtwinklige Divergenz erkennen, wobei der eine Ast nach dem Vorderstrang, der andere nach dem Seitenstrang hinzog. Man muss sich beim Studium dieser Verhältnisse hüten vor einer Verwechselung mit stärkeren Kollateralästen und nur solche Fälle beachten, wo sich die Äste thatsächlich bis in die weisse Substanz verfolgen lassen. Die meisten hierhergehörigen Beobachtungen wird man an Nervenfortsätzen machen, die sich ohne ihre Zellen imprägniert hatten; seltener trifft es sich, dass gerade die mitsamt ihren Zellen und bis an die weisse Substanz geschwärzten Fortsätze gute Specimina für diese Cajal'sche Teilung darbieten. Von diesen selteneren Fällen habe ich einige auf der Tafel IV. wiedergegeben, und zwar: Zelle 1, bei der die Fortsätze fast parallel gleich nebeneinander in den Vorderseitenstrang einmünden, Zelle 7,

---

[1]) S. R. y Cajal, Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. Barcelona 1890, p. 6.

eine Strangzelle des Vorderstranges, deren Ausläufer auf dem Wege dahin einen etwas schwächeren, aber auch bis in die weisse Substanz des Seitenstranges verfolgbaren Ast aus sich hervorgehen lässt, und Zelle 40, rechts im Hinterhorn, mit nach aussen gewendetem Ausläufer, der schon in einiger Entfernung von seinem Ursprunge in drei unweit von einander, parallel gegen den Seitenstrang hinziehende Äste zerfällt. Ob die Teilungsäste in der weissen Substanz in entgegengesetzten Richtungen auf- und absteigend verlaufen, oder ob sie sich, wie Cajal angiebt, alle nach oben wenden, konnte ich nicht entscheiden.

Bemerkenswert ist, dass der Nervenfortsatz der Strangzellen im menschlichen Rückenmarke nicht selten eine merkliche allmähliche Kaliberzunahme von seinem Ursprunge gegen seinen Eintritt in den Markmantel erkennen lässt. Ich finde dieses Verhalten nur bei Cl. Sala erwähnt, der es an den Strangzellen des Amphibienrückenmarkes beobachtete.

In betreff des Verhaltens des Fortsatzes in der weissen Substanz, speziell dessen Übergangsweise in die Longitudinalfasern der Stränge, gilt das oben für die Kommissurenzellen Gesagte. Auch hier kommt einfache winklige Umbiegung neben T-förmiger Teilung in einen auf- und absteigenden Ast vor. Der Übertritt in die Längsrichtung durch einfache Umlenkung, die Cajal als die weitaus häufigere Form bezeichnet, soll nach demselben Forscher hauptsächlich nach oben hin erfolgen, was ja auch sowohl mit den Erfahrungen der Pathologie, wie mit den Postulaten der Physiologie übereinstimmt. Ich kann hierüber bezüglich des Menschen nur soviel angeben, dass ich die Bifurkation des Axons in der weissen Substanz öfters beobachtet habe und dass mir auch hier öfters eine Ungleichheit der beiden Teilungsäste aufgefallen ist[1]).

Wenden wir uns nun zur Einzelbetrachtung der in Rede stehenden Elemente. Die Zellen, deren Fortsätze für den medialen, der vorderen Fissur zugekehrten Abschnitt der Vorderstränge („Fissurenstrang") bestimmt sind, liegen zum grossen Teile in der Mittelzone der grauen Substanz. Der zunächst sagittal nach vorne eilende, ziemlich lange Ausläufer krümmt sich im Vorderhorn bogenförmig medianwärts ein und betritt infolge dessen senk-

[1]) Eine gute graphische Darstellung des Verhaltens der Strangzellen in der weissen Substanz gab E. Villiger in seinem „Schema vom Faserverlauf im Rückenmark". Basel 1894.

recht die weisse Substanz, in derselben Richtung also, wie die Gliafortsätze dieser Gegend. Dies ist aber nicht ihr einziger Fundort. Ich verweise auf die Zellen 3, 5 und 29. Zelle 3 liegt im Vorderhorn, nach innen von den grossen motorischen Zellgruppen, in dem von diesen und der Kommissurengruppe gleichsam umfassten centralen Gebiet desselben, das ich in der Folge als Mittelfeld der Vorderhörner bezeichnen möchte. 5 und 29 rücken weiter auswärts. Erstere gehört fast schon dem Bereiche des „Seitenhorns" an; sie ragt mit ihren lateralen Dendriten schon etwas in die weisse Substanz hinein und sendet ihren Ausläufer in schrägem, aber ziemlich gestrecktem Verlauf durch die ganze Breite des Vorderhorns hindurch in den medialen Winkel des Vorderstranges. — Alle hierher gehörigen Zellen weisen Nebenäste auf, teils nach der medialen, teils nach der lateralen Seite hin gerichtet, erstere scheinen mir häufiger und auch stärker zu sein; sie schlagen die Richtung der motorischen Gruppen ein, die sie, gelegentlich auch wie bei 28, erreichen können. Der Fortsatz der Zelle 10 giebt, wie man sieht, ein Zweigchen an die vordere Kommissur ab, das aber darin bald sein Ende erreicht.

Viel ansehnlicher erscheinen aber diese Kollateralzweige an den Fortsätzen, die den Vorderstrang, jenseits seines medialen Winkels, aber noch nach innen von den vorderen Wurzeln betreten. Die meisten von diesen Fortsätzen verschaffen sich den Ausweg durch den zellenarmen Streifen zwischen Kommissurenzellen und medialer motorischer Gruppe. Die entsprechenden Zellen nehmen eine verschiedene Lage ein: bald findet man sie, wie Zelle 9, in der Mittelebene, bald im Gebiet des Vorderhorns, und zwar entweder in dessen hinterem Teil, wie 25 und 26, oder in dem erwähnten Zwischenstreifen nahe an den Vorderstrang herangerückt, wie 24. Der in seiner ganzen Ausdehnung sagittal verlaufende Fortsatz besitzt, wie erwähnt, ein Charakteristikum an besonders mächtig entwickelten geraden Seitenästen, wie sie sonst in solcher Stärke keiner der übrigen Strangzellengattungen zukommen. Die Zweige sind nicht zahlreich, man findet deren höchstens 2—3, dafür aber um so länger, und scheinen dem an den grossen Vorderhornzellengruppen von innen vorbeiziehenden Fortsatz immer auf der lateralen Seite angefügt: handelt es sich doch um Äste, die stets in die Gruppen der motorischen Zellen eindringen, um sich darin, allerdings in einfachster Weise, in 2—3 freie Endzweige aufzulösen und so ihre Ursprungszellen mit den motorischen Zellen

in funktioneller Hinsicht zu verknüpfen. Man kann sie als die ersten Kollateralen der betreffenden Fasern auffassen. Gewinnen solche Äste, wie bei Zelle 7, etwas stärkeres Kaliber und grössere Selbständigkeit, so können sie die Vorderhörner ganz durchsetzen und als Teilungsäste des Fortsatzes sich zu den Längsfasern der weissen Substanz gesellen; dann haben wir es mit Cajal'schen Zellen mit geteiltem Nervenfortsatz zu thun, wie sie schon oben besprochen wurden.

Die beiden motorischen Zellgruppen lassen, wo sie deutlich von einander abgegliedert sind, eine schmale Strasse zwischen sich übrig. Diese wird, wie man das namentlich an Weigert'schen Präparaten erkennt, durch ein ansehnliches Faserbündel in Anspruch genommen, das seine Elemente unter fächerartiger Konvergenz im Kopf des Vorderhorns sammelt und in den Übergangsteil zwischen Vorderstrang und Seitenstrang, in die Gegend der Austrittsstelle der vorderen Wurzeln einmünden lässt. Es besteht zu einem Teile aus Kollateralen, die aus der weissen Substanz in die graue eindringen und die uns noch später beschäftigen sollen, zum anderen aber aus einer Anzahl von Nervenfortsätzen. Die Zellen, aus denen sie entspringen — es sind das also diejenigen, die die antero-laterale Gegend der weissen Substanz mit Längsfasern versorgen — sitzen der Mehrzahl nach in dem schon vorhin definierten „Mittelfeld der Vorderhörner"; es handelt sich um kleinere Elemente, zumeist von Sternform. Aber von diesem Stammsitz aus können sie sich in die erwähnte intermotorische Zwischenstrasse hineindrängen, wie Zelle 1, wobei sie eine in entsprechender, d. h. radiärer Richtung verlängerte Spindelform annehmen. Auch etwas weiter nach hinten, in das Gebiet der Zwischenhornzone hinein, können sie sich verlagern. Darüber freilich geht ihr Fundort nicht hinaus, und namentlich ist zu betonen, dass im menschlichen Rückenmarke das Gebiet der Hinterhörner von Vorderstrangzellen stets frei bleibt.

Die am zahlreichsten vertretene Strangzellensorte wird von Zellen der Seitenstränge dargestellt, was ja bei dem auch nach Abrechnung der Pyramidenseitenstrangbahn noch immer beträchtlichen Umfang dieses Abschnittes der weissen Substanz natürlich erscheinen muss. Diese Kategorie umfasst die überwiegende Mehrzahl der „Mittelzellen", d. h. der in den mittleren Zonen der grauen Substanz angesammelten Nervenkörper, sowie auch die Zellen der Seitenhörner und der Clarke'schen Säulen; auch die meisten Elemente der Hinterhörner gehören hierher.

Bei dem grossen Umfange der Seitenstränge erscheint hier eine gesonderte Betrachtung der für deren verschiedene Abteilungen bestimmten Zellen geboten. Die dem vordersten Bezirke der Seitenstränge zustrebenden Fortsätze nehmen ihren Ursprung hauptsächlich aus Zellen, die ihren Sitz in der Mittelpartie der grauen Substanz haben, nicht selten aber entstammen sie mehr nach hinten gelegenen Exemplaren, die schon die Wurzel der freien Hinterhörner okkupieren. In allen Fällen sehen wir, dass der Fortsatz nicht geraden Weges zur weissen Substanz hinschreitet, sondern sich unter Beschreibung eines mehr oder weniger regelmässigen, mit der Konvexität medianwärts und nach vorn gekehrten Bogens hinschwingt und das aus dem Grunde so, um in seinem Austritte aus der grauen Substanz die von der Faserung der Neuroglia vorgezeichnete radiäre Anordnung einhalten zu können. Sie durchsetzen dabei vielfach die laterale motorische Gruppe und zeigen oft die ja auch allen anderen Strangzellen gemeinsamen eckigen Krümmungen in ihrem Verlauf. Kollateraläste sind auch hier häufig, ja fast konstant, doch sind sie nie so ansehnlich, wie bei den lateralen Vorderstrangzellen.

Die mittleren, der Einbuchtung zwischen Vorder- und Hinterhorn entsprechenden Gebiete des Seitenstranges empfangen ihre Fasern teils noch aus Zellen, die in den Grenzgebieten gegen die Hinterhörner liegen, also noch zu den „Mittelzellen" Waldeyer's gehören, teils aber schon und vielleicht zum grösseren Teile aus solchen, die ihren Sitz in dem frei vorstehenden Abschnitt der Hinterhörner haben. In dieser Kategorie rangieren auch die Zellen der Clarke'schen Säulen, und die ihnen entsprechenden in weiter proximal und distal gelegenen Höhen des Markes befindlichen Stilling'schen Zellen, die sogleich ausführlich besprochen werden sollen. — Die hierhergehörigen Nervenkörper stellen, abgesehen von den Stilling-Clarke'schen Zellen, in der Regel kleinere Zellen dar und zeigen oft die Tendenz, sich spindelförmig in die Länge zu strecken und sich dabei in der Richtung des Fortsatzes, d. h. quer einzustellen. Jener bogenförmige Verlauf, der für die Ausläufer der übrigen Seitenstrangzellen bezeichnend ist, kommt hier, die Clarke'schen Zellen abgerechnet, weniger häufig zum Ausdrucke, da die Zellen oft in derselben Querlinie mit dem Endpunkte ihres Fortsatzes liegen; in der Regel ziehen sie vielmehr einfach quer nach aussen, um sich in die Grenzschichte der grauen Substanz und die Grundbündel der Seitenstränge einzusenken.

Als „Seitenhorn" markiert sich, wie man weiss, namentlich im oberen Dorsalmarke ein eckiger Vorsprung der grauen Substanz, der einen wohlcharakterisierten Zellenhaufen, die „Seitenhorn-Zellen" in sich begreift. Waldeyer hat aber (a. a. O. p. 131) gezeigt, dass mit dem Zurücktreten eines „Seitenhorns" jene Gruppe keineswegs spurlos schwindet, dass sich vielmehr die sie bildenden Elemente, wenn auch in geringerer Zahl und weniger geschlossener Anordnung, durch die ganze Länge des Rückenmarkes fortspinnen. Ich vermag diese Angabe, gestützt auf das Studium Weigertscher Präparate, zu bestätigen. Meine Erfahrungen mit der Golgischen Methode beziehen sich, soweit sie das menschliche Rückenmark betreffen, hauptsächlich auf das Cervikal-, das untere Dorsal- und das Lendenmark, weshalb ich also über das Verhalten der Seitenhornzellen an den Stellen, wo sie ihre stärkste Entwickelung erreichen, nichts berichten kann. Im Lumbalteil stellen die an der entsprechenden Stelle gelegenen, offenbar analogen Elemente, die ich öfters imprägniert erhielt, hauptsächlich Zellen der Seitenstränge dar, mit kurzem Nervenfortsatz, der gleich in der weissen Substanz verschwindet, daneben sind aber auch Zellen vertreten, wie Zelle 5 und 29, die zu den Vordersträngen in Beziehung stehen, also ihren Ausläufer nicht nach aussen, sondern nach vorn und innen abgeben.

Die Zellen für die hinteren Bezirke der Seitenstränge sind alle in den Hinterhörnern lokalisiert; sie bilden die Mehrzahl der über die letzteren zerstreuten „solitären Nervenzellen". Allerdings nicht alle. Nirgends erscheinen vielmehr verschiedene Zellsorten so innig durcheinander gemischt wie im Hinterhorn. Das Szepter führen freilich durch ihre überwiegende Mehrzahl die Seitenstrangzellen, ihnen gegenüber stellen die anderen sporadische Exemplare dar, auf die man bei der Untersuchung besonders fahnden muss, während uns die ersteren auf Schritt und Tritt entgegentreten. Wir wollen uns hier zunächst auf die Seitenstrangzellen beschränken. Sie gehören durchschnittlich zu den kleinen Elementen des Rückenmarkes, doch ist es nicht selten, dass unerwartet ein besonders massives, üppig verästeltes Exemplar auftaucht, als hätte sich etwa eine motorische Vorderhornzelle in das Hinterhorn verirrt. Vorherrschend ist hier, wie das schon von Deiters[1]) richtig angegeben wurde, die Spindelform. Der Fortsatz schreitet entweder nach dem Gebiet der „Grenzschicht der grauen Substanz" (Flechsig) hin oder lenkt gleich an Ort und Stelle in die Längsrichtung um,

[1]) O. Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugetiere. Braunschweig 1864.

um die daselbst gelegenen, eigentlich noch zu den Seitensträngen gehörigen Kölliker'schen „Längsbündel der Hinterstränge“ zu bilden; letzteres konnte allerdings nicht direkt gesehen werden, sondern wurde nur erschlossen aus der Gegenwart dieser Bündel an der betreffenden Stelle des Querschnittes und dem häufigen Befund kurzer, gleich an der Zelle aufhörender Nervenfortsätze, was allerdings durch mangelhafte Reaktion erklärt werden kann.

Am vorderen Rand der Rolando'schen Substanz, fast schon in diese eingepflanzt, wie es scheint in zusammenhängender Reihe angeordnet, tritt uns konstant eine Zellenform von sehr charakteristischem Gepräge entgegen, Tafel IV, Zelle 21 und 22. Schon Cajal hat sie beim neugeborenen Hunde in ihrer typischen Eigenart dargelegt. Es handelt sich um nicht gerade grosse, rundliche plumpe Zellen, die ihre Dendriten nicht nach allen Seiten hin gleichmässig entwickeln, sondern sie hauptsächlich nach hinten hin ausstrahlen lassen. Ihre sehr buschigen, reichlichen Äste senken sich tief in die Rolando'sche Substanz hinein, beim Menschen allerdings nicht so tief, wie z. B. beim Hunde, wo sie an einem mir vorliegenden Präparate fast deren hinteren Rand erreichen; dabei sind sie sehr zackig, körnig, wurzelfädchenartig. Spärlicher sind schon die quer nach der Seite hin gerichteten Zweige, auch sind sie kürzer; am spärlichsten, ja geradezu selten trifft man solche an der vorderen Peripherie der Zelle an. Von dieser Fläche entspringt aber der Nervenfortsatz, der sich stets bogenförmig nach aussen wendet, um sich der Grenzschicht der grauen Substanz beizumischen.

Beim Gorilla hat Waldeyer in der Wurzel der Hinterhörner hinter den Clarke'schen Säulen unter dem Namen „Nebenzellen“ eine besondere Zellgruppe beschrieben, die aber beim Menschen, wie schon Waldeyer hervorhebt, bloss durch spärliche, nie zu einem zusammenhängenden Haufen angesammelte Zellen vertreten wird. Sie stellen, soviel ich sehe, der Hauptsache nach Zellen der Seitenstränge dar. Der Fortsatz kann sich gleich von der Zelle an unter welligem Verlauf nach aussen wenden, oder er schlägt zunächst die Richtung nach vorne ein, wobei er die Clarke'schen Säulen umkreist, um erst nach einer Weile nach aussen umzubiegen. Gelang es mir auch nie, ihn quer durch das ganze Hinterhorn hindurch bis in den Seitenstrang hinein zu verfolgen (das längste Stück kam bei Zelle 17 zur Ansicht), so konnte doch seine Beziehung zu diesem angesichts des stets dahin gerichteten Verlaufs des imprägnierten Anfangsstückes, nicht zweifelhaft sein.

Schon seit Stilling[1]) weiss man es, dass sich hin und wieder Nervenzellen auch in die weisse Substanz verirren können. Es sind schon in allen Strängen Zellen gefunden worden; die ausführlichsten Angaben hierüber findet man bei Sherrington[2]). Für die meisten Teile des Markmantels stellt aber dieses Verhalten eine seltene, als Abnormität aufzufassende Erscheinung dar. An einer Stelle nur gehört der Befund von Nervenzellen innerhalb des Markmantels, wenn auch nicht zur Regel, so doch zu den häufigsten Vorkommnissen. Es ist das der einspringende Winkel zwischen Vorder- und Hinterhorn, ein Gebiet, worin sich graue und weisse Substanz unter gegenseitiger netzförmiger Durchflechtung geradezu um den Rang streiten. Mein Vater[3]) († 1888) verlieh dieser zuerst von ihm genau geschilderten Formation den so bezeichnenden Namen: Processus reticularis, der sich auch eingebürgert hat. Hier und auch noch etwas weiter aussen und weiter hinten, im ganzen Gebiet der Flechsig'schen Grenzschicht der grauen Substanz trifft man nicht selten isolierte Nervenzellen an. Auf der Tafel IV ist rechts und links je ein solches Exemplar zur Darstellung gebracht. Wir sehen bei der einen eine mittelgrosse, bei der anderen eine kleinere, sternförmige Zelle, mit spärlichen, aber allseitig und weit ausgebreiteten Dendriten. Bei beiden liess sich der Nervenfortsatz nachweisen, freilich nur als kurzer Stumpf, offenbar infolge seiner baldigen Umbiegung in die Längsrichtung, als Bestandteil des Seitenstranges

Auch die Elemente der charakteristischen Zellengruppe, für die v. Kölliker vor vielen Jahren den Namen Clarke'sche Säule eingeführt hat, gehören zur Kategorie der Zellen des Seitenstranges. Die Gruppe hat ihre Lage, wie man weiss, im Halsteil der Hinterhörner, deren medialem Rand genähert. Gewiss nicht ohne Interesse sind die Unterschiede, die der Kern in seiner Lage bei Mensch und Tier aufweist. Nicht bei allen Säugern erscheint er nämlich, wie beim Menschen, in den frei hervorstehenden Abschnitt der Hinterhörner hineingerückt, vielmehr finden wir ihn schon bei Gorilla (Waldeyer a. a. O. p. 106), bei Cebus (Mott)[4]), beim Hunde (v. Kölliker, Gewebelehre, 6. Aufl.,

---

1) B. Stilling, Über die Medulla oblongata. Erlangen 1843, p. 148.

2) Ch. S. Sherrington, On outlying nerve-cells in the mammalian spinal cord. Philos. Trans. Royal Soc. CLXXXI, 1890, p. 33.

3) J. v. Lenhossék, Neue Untersuchungen über den feineren Bau des centralen Nervensystems des Menschen. Denkschriften der Kais. Akad. der Wissensch. in Wien. 2. Aufl. Bd. X, 1858, p. 41.

4) Fr. Mott, Microscopical examination of Clarkes Column in Man, the monkey and the dog. Journ. of Anat. and Physiology, Vol. 22, 1888, p. 479.

II, p. 193), bei Nagern (Lenhossék)[1]) in einer weiter vorn gelegenen Ebene, zu beiden Seiten der hinteren Kommissur, ohne

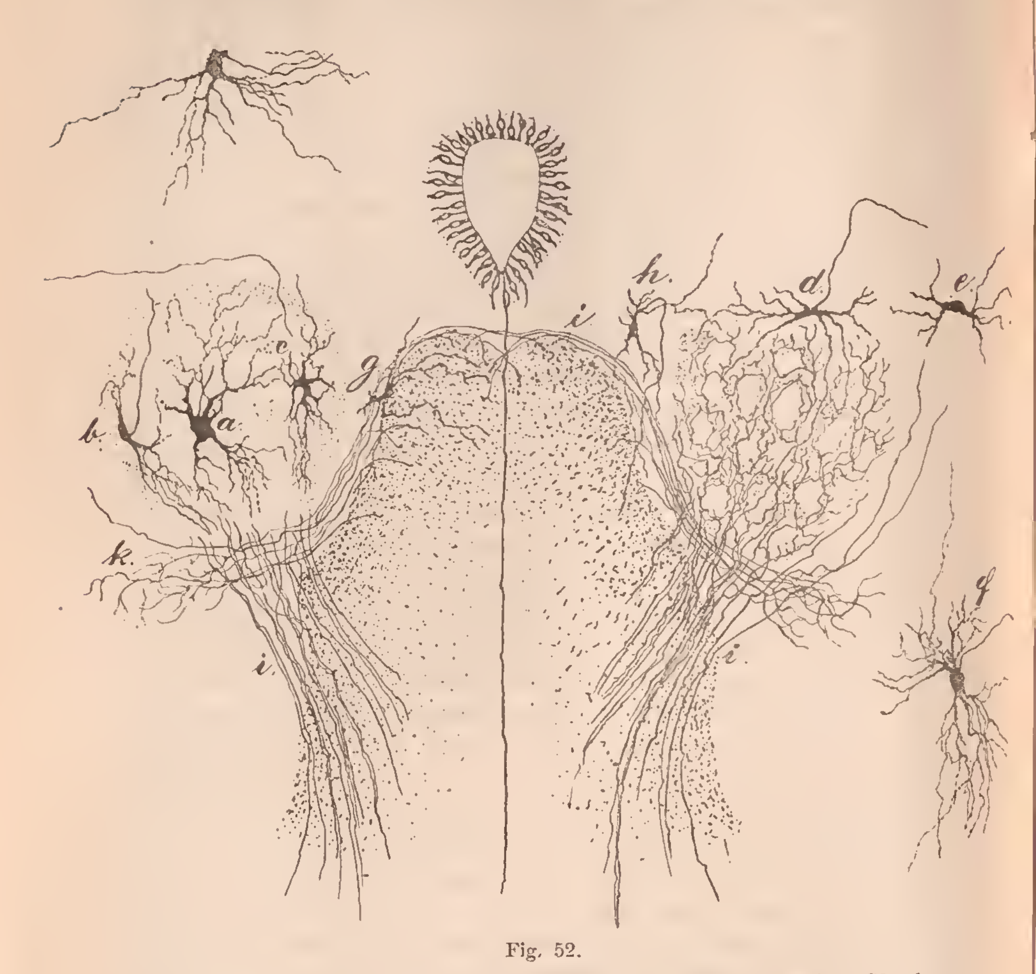


Fig. 52.

Aus dem Rückenmarke eines 30 cm langen Embryos, nach Golgi behandelt. Clarkesche Säulen und hintere Kommissur. a, b, c, d Nervenzellen der Clarke'schen Säulen; e, f Solitärzellen der Hinterhörner, den Nervenfortsatz dem Seitenstrang zusendend; g Seitenstrangzelle an der medialen Grenze des Hinterhorns; h Hinterstrangzelle; i Einstrahlung der sensiblen Kollateralen in die Clarke'schen Säulen; j Fasern der hinteren Kommissur; k deren bäumchenförmige Endigung vor der Rolando'schen Substanz.

dass er mit seinem hinteren Ende das Niveau der Hinterstränge erreichte. Waldeyer führt diese Differenz vermutungsweise auf

1) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Entwickelung der Markscheiden etc. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 33, 1889, p. 85.

die aufrechte Haltung des Menschen zurück, wohl mit Rücksicht auf die gangbaren Ansichten über die Beziehungen der Clarke-schen Säulen zu dem Kleinhirn durch Vermittelung der Kleinhirn-seitenstrangbahnen.

Am Aufbau der Clarke'schen Säulen (Fig. 52—54) nehmen zweierlei Bestandteile gleich wesentlichen Anteil: Nervenzellen und einstrahlende und darin sich frei verzweigende sensible Kollateralen. Beide lassen sich an der Hand der Golgi'schen Methode sowohl in ihrer Form, ihren Besonderheiten wie auch in ihren gegenseitigen Beziehungen aufs genaueste eruieren. Die Nervenzellen der Clarke'schen Säulen gelangen durch die Chromsilberfärbung aufs schönste zur Darstellung. Es ergiebt sich, dass die Forscher, die ihnen, wie Mott, einen bipolaren Charakter zuschrieben, sich getäuscht haben, indem es sich durchweg um multipolare Formen handelt, und zwar solche von eigenartigem Typus. Diese Eigenart lässt sich auf den Reichtum der Dendriten, auf deren bis ins feinste gehende Aufsplitterung und deren welligen, varikösen Charakter zurückführen. Die meisten Zellen sind von Mittelgrösse, einzelne stehen an Umfang des Zellkörpers nur wenig den motorischen Zellen nach, freilich ist aber das Gebiet, das sie mit ihrer Ausstrahlung umfassen, stets ein viel beschränkteres; nur wenige greifen mit ihren Ästen über die Grenzen der Clarke'schen Säule hinaus; daneben kommen auch vielfach kleinere Exemplare zur Beobachtung.

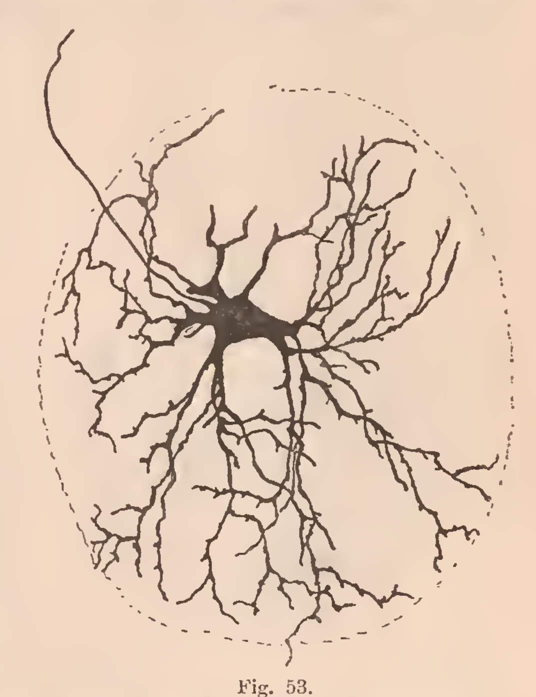


Fig. 53.
Nervenzelle aus der Clarke'schen Säule eines 32 cm langen menschlichen Embryos.

Ich kenne die Zellen der Clarke'schen Säulen nicht nur aus

dem Rückenmarke verschiedener Säuger, sondern auch aus dem menschlicher Föten und gebe hier einige Abbildungen davon. Gestützt auf das Studium meiner Präparate komme ich, ähnlich wie R. y Cajal, Nuevas observaciones etc. p. 14 dazu, zwei Zelltypen in dieser Gruppe zu unterscheiden: 1. sternförmige oder mehreckige, häufig annähernd quadratisch gestaltete Zellen (Fig. 52 a.), 2. spindelförmige Elemente, mit zumeist sagittal gestellter Längsachse, d. h. mit den beiden Enden nach vorn und

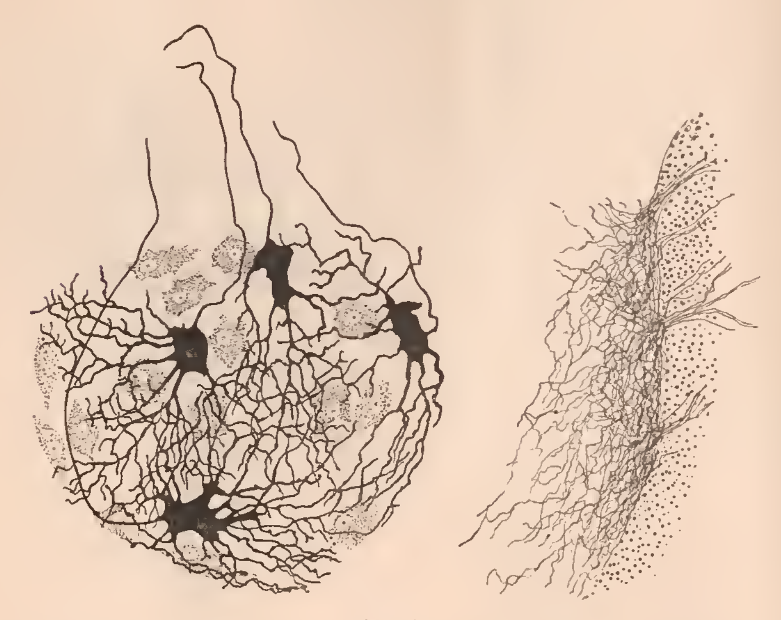


Fig. 54.
Nervenzellen der Clarke'schen Säule aus dem Rückenmarke eines 32 cm langen menschlichen Embryos. Rechts vorderste Abteilung des Hinterstranges mit fein verzweigten Kollateralen.

hinten gerichtet, in der Richtung der einstrahlenden sensibeln Kollateralen. Die ersteren finden sich in den centralen Teilen der Zellgruppe, die letzteren gehören mehr ihrer Peripherie an; namentlich lassen die in den Randgebieten der Säule befindlichen Zellen oft eine länglichere Gestalt erkennen, wobei sie manchmal infolge ihres Anschlusses an den Kontur der Clarke'schen Säule stärker oder schwächer gekrümmt erscheinen. Diese marginalen Zellen halten nicht immer die sagittale Richtung ein, sondern können sich je nach der Abteilung des Umrisses der Säulen,

der sie sich anschmiegen, in verschiedene Ebenen einstellen; so lassen ab und zu die vorne befindlichen fast eine quere Lagerung erkennen. — Ein zweiter Unterschied zwischen den einzelnen Zellen bezieht sich auf die Ursprungsweise der Dendriten. Die centralen sternförmigen Zellen weisen in der Regel ein ganz oder annähernd gleichmässiges Ausströmen der Dendriten von allen Seiten ihres Körpers auf; bei den spindelförmigen findet sich häufig eine derartige Anordnung, dass die Dendriten büschelweise von den beiden Polen entspringen, aber doch immer noch mit mehreren Stämmchen, so dass eine eigentlich bipolare Form nicht zu stande kommt. Bei den randständigen Zellen ist es nicht selten, dass die Dendriten nicht nur von den beiden Spitzen, sondern auch von der ganzen, dem Inneren der Säule zugewendeten Seite der Zelle ihren Ursprung nehmen. Diese Unterschiede sind in dem Bestreben der Zellen begründet, alle ihre Dendriten innerhalb der Grenzen der rundlichen oder ovalen Zellgruppe unterzubringen.

Gerlach hatte bekanntlich (Stricker's Handbuch II. p. 685) den Clarke'schen Zellen einen Nervenfortsatz abgesprochen, erst Golgi wies die Gegenwart eines solchen und dadurch den vollkommenen Anschluss dieser Zellen an die anderen zum I. Typus gehörigen Rückenmarkselemente mit jener Bestimmtheit nach, die die Golgi-Bilder gestatten. Freilich hatte schon früher Laura an der Hand der gewöhnlichen Färbungen einen Nervenfortsatz an diesen Zellen beschrieben.

An den Golgi-Bildern erscheint der Nervenfortsatz sehr häufig imprägniert und stellt sich als eine recht derbe Faser dar. Angesichts der bekannten Beziehungen der Clarke'schen Säulen zu den Kleinhirnseitenstrangbahnen sollte man vermuten, dass der Axon an der seitlichen Fläche der Zellen entspringe; dem ist aber nicht so, fast immer nimmt er am vorderen Pol der Zelle seinen Ursprung, und wenn er auch ab und zu seitlich entspringt, wie bei der untersten Zelle der Figur 54, so lenkt er doch bald bogenförmig in die sagittale Richtung ein. In seltenen Fällen sah ich Zellen, die, im hintersten Abschnitt der Clarke'schen Säulen gelegen, ihren Fortsatz am hinteren Pol abgaben. Aber auch hier liess sich nachweisen, dass er sich unter Umkreisung des Umrisses der Clarke'schen Säule nach vorn wendete, um sich den übrigen Achsencylindern beizugesellen.

Diese auffallende Art des Ursprunges erklärt sich daraus, dass die Fortsätze der Clarke'schen Zellen nie direkt von ihrem

Ursprunge an gleich nach dem Seitenstrange hinziehen, sondern stets eine Strecke sagittal vorwärts laufen. Man sieht sie alle am vorderen Umfang der Clarke'schen Säulen konvergierend zum Vorschein kommen, dann bis etwa zum Niveau des Centralkanales nach vorn ziehen, um sich dann plötzlich winkelig nach aussen zu wenden und als ungeteilte und der Seitenäste entbehrende Fasern quer oder etwas nach hinten geneigt die seitliche Richtung einzuschlagen. Wie gestaltet sich ihr weiteres Schicksal? An den meisten mir vorliegenden Präparaten verhinderte ihr baldiges Aufhören, sei es durch Mangel der Imprägnation, sei es durch ihren Eintritt in eine andere Ebene, ihre weitere Verfolgung; immerhin erhielt ich aber eine Anzahl von Zellen in Verbindung mit einem längeren Abschnitt ihres Fortsatzes imprägniert und konnte daraus feststellen, dass diese ein ziemlich gleichmässiges Verhalten zeigen: sie ziehen alle offenbar in die Seitenstränge. Bis an diese letzteren selbst freilich gelang es nie, die Fasern zu verfolgen, wahrscheinlich infolge von Niveauschwankungen; der extremste Fall ist in Zelle c. der Fig. 52 zur Ansicht gebracht, allein wer sollte an ihren Beziehungen zu den Seitensträngen zweifeln; ergiebt sich doch ein solcher Verlauf nicht nur aus der Richtung ihrer imprägnierten Stücke an Golgi'schen Präparaten, sondern auch aus den Bildern, die uns hierüber andere Färbungen des Rückenmarkes, am klarsten die Weigert'sche, liefern. Wir sehen nämlich an solchen Querschnitten den Komplex dieser Fasern als ziemlich ansehnliches, markhaltiges Bündel nach hakenförmigem Ursprung vom vorderen Pol der Clarkeschen Säulen quer nach aussen ziehen, um sich in den mittleren Gebieten des Seitenstranges zu verlieren. Nachdem schon Kölliker[1]) und Gerlach (a. a. O. p. 689) diesen Faserzug erwähnt und bildlich dargestellt hatten, war es namentlich Flechsig[2]) vorbehalten, ihn einer genauen Prüfung zu unterziehen und unter dem Namen „horizontale Kleinhirnbündel“ in allen seinen Verhältnissen klarzulegen. Nirgends springen diese „Flechsigschen Bündel“, wie wir sie nennen wollen, schärfer in die Augen, als im Rückenmarke etwa 35 cm langer menschlicher Früchte (Figur 55). Da zu dieser Zeit noch alle in die graue Substanz eindringenden Kollateralen mit ge-

---

[1]) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 5. Auflage, 1867, p. 279.

[2]) P. Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Leipzig 1878, p. 295.

ringen Ausnahmen einer Markscheide entbehren, heben sich auf dem gleichmässig gelben Grunde (bei Weigert'scher Färbung) die zum grossen Teile schon markhaltigen Nervenfortsätze der in die graue Substanz eingebetteten Nervenzellen und darunter auch die fraglichen Bündel mit grosser Deutlichkeit hervor. Aber nicht an allen dem Clarke'schen Gebiet des Rückenmarkes entnommenen Schnitten treten sie uns entgegen, was durch ihre successiv bündelartige Anordnung (Flechsig) bedingt ist. Durch Vergleichung der Weigert'schen Bilder mit den Golgi'schen kann man feststellen, dass die fraglichen Fasern ihre Markscheide nicht gleich an ihrem Ursprunge, sondern erst nach ihrem Austritt aus den Clarkeschen Säulen, unmittelbar vor ihrer Umbiegungsstelle erhalten. In betreff der Endschicksale der fraglichen Fasern muss es nach den überzeugenden Beweisen, die Flechsig dafür beigebracht hat, sowie auch nach den Ergebnissen der sekundären Seitenstrangdegeneration nach Zerstörung der Clarke'schen Säulen (Mott)[1] in hohem Grade wahrscheinlich erscheinen, dass sie der Hauptsache nach (ob alle, bleibt freilich unentschieden) sich am seitlichen Rand der weissen Substanz als „Kleinhirnseitenstrangbahn" zum Längsverlaufe sammeln, wobei wir uns den Übertritt in die Längsrichtung angesichts der vorwiegend aufsteigenden Degenerationsrichtung hauptsächlich durch direkte Umbiegung nach oben hin vorstellen dürfen. Die Vermutungen von Takács[2]) und Bechterew[3]),

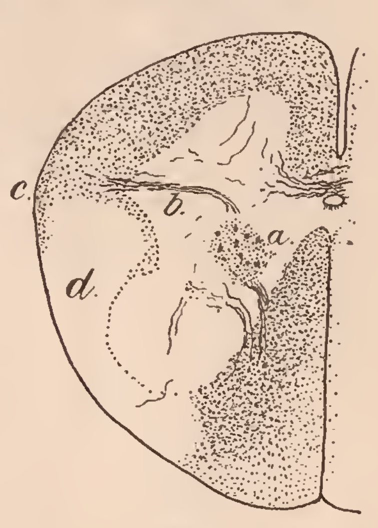


Fig. 55.

Rückenmark eines 35 cm langen Embryos, Weigert'sche Methode. a Clarke'sche Säule, b horizontale Kleinhirnbündel, c Kleinhirnseitenstrangbahn, d Pyramidenseitenstrangbahn, noch marklos.

[1]) F. W. Mott, The bipolar cells of the spinal cord and their connections. Brain, Vol. IV, 1890, p. 434.

[2]) A. Takács, Über die hinteren Wurzelfasern im Rückenmarke. Neurolog. Centralbl., Jahrg. 1, 1887, p. 7.

[3]) W. Bechterew, Über die hinteren Nervenwurzeln, ihre Endigung in der grauen Substanz etc. Archiv f. Anatomie und Physiologie, Anat. Abt., Jahrg. 1887, p. 126.

wonach die Zellen der Clarke'schen Säulen durch ihre Nervenfortsätze auch für die Bildung der Goll'schen Stränge von Wichtigkeit seien, werden durch die Erfahrungen mit der Golgi'schen Methode endgültig widerlegt.

Ein wesentlicher Anteil an dem Aufbau der Clarke'schen Säulen kommt der reichlichen Einstrahlung sensibler Kollateralen aus dem Bereich der Burdach'schen Stränge zu. Wie schon früher geschildert, erscheint jede Zelle durch die fein aufgefaserten Endbäumchen, in die diese sensiblen Zweige zerfallen, dicht umsponnen, wie durch ein Flechtwerk umrankt, woran allerdings sie selbst durch ihre reichverästelten Dendriten gegenseitig beteiligt sind. Diese dichte gegenseitige Verfilzung ist offenbar in hohem Masse geeignet, die Clarke'schen Zellen dem wirksamen Einflusse jener Hinterwurzelkollateralen zu unterordnen und dadurch den Übergang der Innervationsströme von diesen auf die Zellen zu befördern. Welcher Natur ist diese Innervation? Pathologische Erfahrungen legen es nahe, dass es sich nicht um Hautempfindungsreize, sondern um Eindrücke handelt, die auf reflektorischem Wege für die Koordination der Bewegungen, die harmonische Beherrschung der Muskulatur von Wichtigkeit sind. Mit den ersten ataktischen Symptomen der Tabes treten auch in den Clarke-schen Säulen Veränderungen auf.

Untersucht man einen durch die Clarke'sche Gegend gelegten, mit der Weigert'schen Methode gefärbten Querschnitt aus dem ausgebildeten menschlichen Rückenmarke, so tritt die Clarke'sche Säule, schon mit freiem Auge betrachtet, durch ihre dunkle Färbung äusserst scharf begrenzt, gleichsam wie ein Nervenstrang hervor. Bei Anwendung des Mikroskopes erkennt man, dass in dem schwarzen Gebiet die hellgelben Zellen wie Lücken ausgespart sind. Die dunkle Färbung beruht nicht auf der Gegenwart regelmässig angeordneter Faserbündel, sondern auf einem dichten Gewirr, das allerdings aus markhaltigen Fibrillen besteht. Woher bezieht dieser Filz seine Bestandteile? Lissauer[1]), der diesen Verhältnissen umständliche Berücksichtigung widmete, ist geneigt, ihn aus den in die Längsrichtung umgebogenen Nervenfortsätzen der Clarke'schen Zellen abzuleiten. Die Golgischen Bilder ergeben ein anderes Resultat: wir haben es mit den durcheinander gewirrten Endbäumchen der sensiblen Kollateralen zu thun, die hier, abweichend von dem Verhalten anderer Kolla-

[1]) H. Lissauer, Über die Veränderungen der Clarke'schen Säulen bei Tabes dorsalis. Fortschritte der Medizin, Bd. IV, 1884, p. 113.

teralen (Cajal), ihre Markscheiden bis in ihre letzten Verzweigungen hinein beibehalten. Dass es sich um diese und nicht um jene Fortsätze handelt, erhellt auch aus dem durch Leyden[1]), Schultze[2]), Lissauer, Mott, Redlich[3]) u. a. nachgewiesenen Faserschwund, der sich im Anschluss an die Entartung der Hinterstränge in den Clarke'schen Säulen bei Hinterwurzeldegeneration und namentlich Tabes (Initialsymptom nach Lissauer) einstellt, während die Zellen darin zumeist intakt bleiben.

Wie Stilling zeigte, fehlen Zellen vom Charakter der den Clarke'schen Säulen eigentümlichen Elemente auch oberhalb und unterhalb des Gebietes, wo diese Kerne als geschlossene Gruppen in die Erscheinung treten, nicht, ja sie sind durch die ganze Länge des Rückenmarks an der betreffenden Stelle, wenn auch in zerstreuter Anordnung, nachweisbar. Dies wird auch durch die Golgi'sche Methode bestätigt, ja noch durch den bestimmten Nachweis ergänzt, dass sich die betreffenden Zellen wirklich auch in dem Verhalten ihres Nervenfortsatzes an die Clarke'schen Zellen anschliessen (s. Zelle 34 der Taf. IV). Nur durch den Typus ihrer Dendriten weichen sie von jenen etwas ab, indem diese eine bescheidenere Verästelung, dafür aber eine freiere weitere Ausbreitung aufweisen.

Genau an der Grenze zwischen Hinterstrang und Hinterhorn, medial von den Clarke'schen Säulen, oft aber auch weiter vorn, halb schon im Anschluss an die hintere Begrenzung der grauen Kommissur, enthüllt die Golgi'sche Methode manchmal sehr kleine, spindelförmige, ihre Dendriten teilweise in die weisse Substanz einsenkende Nervenzellen (Fig. 52, g). Bei den am medialsten gelegenen sehen wir gelegentlich spärliche Dendriten über die Mittellinie hinausgreifen, was an die von Cl. Sala (a. a. O. p. 19) beschriebene „hintere protoplasmatische Kommissur“ des Batrachierrückenmarkes erinnert. Eine oder die andere dieser Zellen stellt Strangzellen der Hinterstränge dar, indem sich ihr Nervenfortsatz in den Burdach'schen Strang hineinbegiebt (s. Zelle h in Fig. 52), die meisten aber gehören in die Kategorie der

---

[1]) E. Leyden, Die graue Degeneration der hinteren Rückenmarksstränge. Berlin 1863.

[2]) F. Schultze, Beitrag zur Lehre von der sekundären Degeneration. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 14, 1883, p. 359.

[3]) E. Redlich, Die hinteren Wurzeln des Rückenmarkes und die pathologische Anatomie der Tabes dorsalis. Arbeiten aus Obersteiner's Laboratorium, 1892, p. 44.

Seitenstrangzellen. Der Fortsatz kann dabei einfach quer nach aussen ziehen oder aber die Clarke'schen Säulen von vorn oder auch rückläufig von hinten umkreisen, wie es Zelle g Fig. 52 thut.

4. Strangzellen der Hinterstränge. Von allen Strangzellen des Rückenmarkes sind weitaus am spärlichsten die Zellen, die ihren Nervenfortsatz zu einem Bestandteil der Hinterstränge werden lassen. Sowohl v. Kölliker wie Van Gehuchten vermissten solche Elemente, was sich aus ihrer geringen Zahl und der Schwierigkeit ihrer Darstellung bei Säugern erklärt. Beim Hühnchen gelingt es aber unschwer, derartige Zellen zur Ansicht zu bringen. Nach Cajal's Darstellung lassen sich im Hühnchenrückenmark zweierlei Formen unterscheiden: Hinterstrangzellen mit einfachem und solche mit geteiltem Nervenfortsatz; bei letzteren können wieder die Teilungsäste entweder beide in den Hinterstrang eintreten oder sie können eine divergierende Richtung einschlagen, so dass der eine den Hinterstrang, der andere den Vorderseitenstrang zu seinem weiteren Verlaufe benützt.

Indes auch bei Säugern gelang es, derartige Zellen nachzuweisen. R. y Cajal[1]) gab zuerst eine Abbildung einer solchen Hinterstrangzelle aus dem Rückenmarke des neugeborenen Hundes. Ich selbst habe diesem Punkte, eingedenk der Wichtigkeit, die die Frage ihrer Existenz oder Nichtexistenz für die Auffassung der Hinterstränge haben muss, besondere Sorgfalt zugewendet und viele Schnitte daraufhin untersucht. Schon in der I. Auflage dieses Buches konnte ich mitteilen, dass ich diese Zellen nicht nur beim Meerschweinchen und Kaninchen, sondern — was uns ja am meisten interessieren muss — auch im menschlichen Rückenmarke aufzufinden vermochte. Seitdem habe ich wieder mehrere derartige Exemplare im Marke von menschlichen Föten konstatieren können.

Einige von den Zellen, die ich beobachtet habe, sind auf der Tafel IV wiedergegeben. Die einfachsten Verhältnisse lässt die in der medialen Hälfte der Hinterhörner, aber hinter dem Gebiet der Clarke'schen Säulen befindliche niedliche, kleine Zelle 41 erkennen; ihr Nervenfortsatz entspringt von der der Dendriten entbehrenden medialen Seite und senkt sich unter starker Krümmung und Abgabe zweier kurzer Seitenfibrillen in den Burdach-schen Strang ein. Ein wesentlich gleiches Verhalten weist die

---

[1]) S. R. y Cajal, Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. Barcelona 1890, Fig. 3, p. 8.

mehr spindelförmige Zelle h der Fig. 52 auf; auch diese liegt in der medialen Hälfte des Hinterhorns. Nicht so Zelle 43, die in dessen laterale Abteilung, fast schon in die Nähe des Seitenstranges, hinausverlagert ist. Sie schliesst sich der vorderen Grenze der Rolando'schen Substanz unter querer Ausdehnung ihrer Dendriten an. Ihr Fortsatz schreitet unter mehrfacher winkliger Knickung gegen den Hinterstrang hin; auf dem Wege dahin giebt er einen zarten, aber nicht gerade kurzen Seitenzweig ab, der am vorderen Rand der Rolando'schen Substanz frei ausläuft. — Ich bemerke noch, dass ich kürzlich bei einem 35 cm langen Fötus an der Wurzel des Hinterhorns medial eine Zelle beobachtet habe, deren Nervenfortsatz sich bald in zwei Äste gabelte; der eine Ast drang in den Burdach'schen Strang ein, der andere wandte sich nach dem Seitenstrange hin.

Der Schluss also, zu dem wir auf diese Beobachtungen hin berechtigt sind, ist der, dass an der Bildung der Hinterstränge — ob allein an der der Burdach'schen oder auch der Goll'schen Abteilung, liess sich nicht ausmachen — ausser den Hinterwurzelfasern unzweifelhaft auch einige Nervenzellen der Hinterhörner durch ihren Achsencylinderfortsatz beteiligt sind, dass aber ihr Anteil daran bei ihrer beschränkten Zahl gewiss nur sehr gering sein kann. Aus den Clarke'schen Säulen beziehen die Hinterstränge, wie ich nochmals hervorheben möchte, keine einzige Faser. Alles spricht dafür, dass sie — einschliesslich der Goll'schen Stränge — zum weitaus überwiegenden Teile aus den Fortsetzungen der hinteren Wurzeln bestehen.

Was hier anatomisch nachgewiesen wurde, das haben die Pathologen längst, teils nur ganz aprioristisch, teils auf ihre pathologischen Erfahrungen hin, angenommen. Schon in den Darstellungen aus den letzten Jahrzehnten begegnen wir der Annahme von „Kommissurenfasern“ in den Hintersträngen, d. h. von Fasern, die in verschiedenen Höhen des Rückenmarkes gelegene Teile der Hinterhörner mit einander verbinden. Die Erfahrung, dass bei Tabes sehr oft, bei sonst vollkommener Degeneration der Hinterstränge, ein kleines Feld unmittelbar an der hinteren Kommissur (Zone cornu-commissurale, P. Marie) gesund bleibt, führte in Verbindung mit gewissen experimentellen Ergebnissen von Singer und Münzer zur Annahme, dass die fraglichen, aus den Nervenzellen der Hinterhörner entspringenden Fasern sich in diesem ventralen Bündelchen zum Längsverlaufe ordnen. Eine

andere Auffassung hat neuerdings P. Marie[1]) vertreten. Marie hat die Hinterstrangdegenerationen, die mit der Pellagra und der Paralyse einhergehen, einer genauen Analyse unterzogen und ist zu dem Ergebnis gekommen, dass sie nicht, wie die Tabes, exogenen, sondern endogenen Ursprunges sind, d. h. als Folgeerscheinung auf einer primären Erkrankung der Hinterhörner beruhen. Das am meisten alterierte Gebiet bei diesen Erkrankungen ist aber nicht jenes vordere Feld, sondern ein Bündel, das mehr die Mitte der Burdach'schen Stränge einnimmt und in seiner Lage ganz dem Schultze'schen kommaförmigen Bündel entspricht. Dies wäre also das Gebiet, das die Nervenfortsätze der zu den Hintersträngen in Beziehung stehenden Hinterhornzellen in Anspruch nehmen. Diese Anschauungsweise kann vom Standpunkte unserer Beobachtungen aus nur als wahrscheinlich bezeichnet werden, indem die Nervenfortsätze der Hinterstrangzellen in der That nach der fraglichen Gegend hin gerichtet sind; aber jedenfalls bilden sie jenes Bündel nicht allein für sich, dazu sind sie viel zu schwach an Zahl, sondern mit anderweitigen Elementen, mit auf- und auch absteigenden Teilungsästen der sensiblen Fasern untermischt. Ob es aber richtig ist, die Rückenmarksdegenerationen bei Pellagra und Paralyse ausschliesslich nur auf eine Erkrankung der Hinterstrangzellen zurückzuführen, wie es Marie will, möchte ich dahingestellt lassen. Die Zeichnungen, die in der Marie'schen Arbeit nach Tuczek u. a. wiedergegeben sind, zeigen so ausgedehnte Degenerationen in den Hintersträngen, dass ich mich nicht entschliessen könnte, für alles das die jedenfalls sehr spärlichen Hinterstrangzellen verantwortlich zu machen.

Rolando'sche Substanz. Die Rolando'sche Substanz führt mit Recht diesen Namen, denn Rolando war es in der That, der im Jahre 1824[2]) zuerst angab, dass der hinterste Teil der Hinterhörner von einer „sostanza piu gelatinosa" gebildet werde. Aber eine genauere Beschreibung der Form und Anordnung dieses Feldes der grauen Substanz brachten erst die Arbeiten von Stilling und Clarke. Namentlich war es die Schilderung

[1]) P. Marie, Etude comparative des lésions medullaires dans la paralysie générale et dans le tabes. Gazette des Hopitaux, 67e Année, 1894, p. 55. — Derselbe: Sur l'origine exogène ou endogène des lésions du cordon postérieur étudiées comparativement dans le tabes et dans la pellagra. La Semaine médicale 14e A., 1894, p. 17.

[2]) L. Rolando, Ricerche anatomiche sulla struttura del Midollo spinale. Torino 1824, p. 60

Clarke's[1]), die eine Kenntnis von ihrer Anordnung vermittelte, und vor allem stellt die Figur, die die Clarke'sche Arbeit begleitet (Plate XIX), wohl die beste Abbildung der Rolandoschen Substanz aus der vorgolgischen Periode dar; auch die Nervenzellen finden sich darin in ihrer richtigen Position wiedergegeben. Von den neueren Darstellungen seien hervorgehoben die von Lissauer[2]), worin allerdings nur der Faserverlauf in der Substanz und in ihrer Umgebung berücksichtigt ist, und die von Waldeyer[3]), die das topographische Verhalten der Substanz nach Weigert'schen Schnitten sehr exakt schildert. Corning[4]) verfolgte die Entwickelung der Rolando'schen Substanz an Serien von Kaninchenembryonen. Der grösste Fortschritt aber ist hier in allerletzter Zeit erzielt worden durch die Mitteilungen Cajal's[5]), der die Zellen der Substanz mit der Golgi'schen Methode in ihrer richtigen Gestalt darzustellen und über den Verlauf ihrer Axone zuerst zutreffende Aufschlüsse zu geben vermochte.

Das, was man als Rolando'sche Substanz oder auch seit Clarke als Kopf der Hinterhörner bezeichnet, zerfällt in zwei distinkte Abschnitte von allerdings ungleicher Mächtigkeit: in die eigentliche Rolando'sche Substanz und in eine sich ihr hinten saumartig anschliessende, in der Regel schmale, stellenweise aber auch etwas breitere Schicht, die mehr den Charakter der typischen grauen Substanz besitzt und als Marginalzone oder mit Waldeyer als Zonalschicht der Hinterhörner bezeichnet werden mag. Lissauer nennt sie „spongiöse Zone der gelatinösen Substanz.“ Sie ist schon früher von einer Anzahl von Forschern als besondere Schichte gekennzeichnet worden; man hatte auch vielfach wahrgenommen, dass sie einige grosse spindelförmige, mit der Achse quer, d. h. dem hinteren Rand der Hinterhörner parallel gelagerte Nervenzellen in sich schliesse. Derartige Beobachtungen findet man schon bei Remak, v. Kölliker[6]), Schröder

---

1) J. Lockhardt Clarke, Further researches on the Grey Substance of the Spinal Cord. Philosophic. Transactions 1859, p. 437.

2) H. Lissauer, Beitrag zum Faserverlauf im Hinterhorn des menschlichen Rückenmarkes etc. Archiv f. Psychiatrie, Bd. XVII, 1886, p. 377.

3) W. Waldeyer, Das Gorilla-Rückenmark. Abhandl. d. Königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin aus dem Jahre 1888, Berlin 1889.

4) H. K. Corning, Über die Entwickelung der Substantia gelatinosa Rolandi beim Kaninchen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 31, 1888, p. 594.

5) S. R. y Cajal, Pequeñas contribuciones . . . La sustancia gelatinosa de Rolando, p. 52.

6) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 5. Auflage, 1867, p. 258.

v. d. Kolk[1]), Clarke, W. Krause[2]) und Schwalbe[3]) niedergelegt. Allein über den Verbleib des Nervenfortsatzes dieser Zellen konnten uns natürlich die früheren unvollkommenen Methoden keinen Aufschluss geben. Erst die Golgi'sche Methode brachte hier, in den Händen Cajal's, Licht. Nach vergeblichen Bemühungen bei Säugern gelang es Cajal endlich beim Hühnchen, den Spuren des Ausläufers dieser langausgezogenen, schwach verästelten Zellen bis an seine vorläufige Endstation, die weisse Substanz, zu folgen. Es zeigte sich, dass er gleich oder erst nach kurzem marginalem Verlauf die Rolando'sche Substanz in der Richtung nach vorn durchsetzt, sich dann aber an ihrem vorderen Rande seitwärts wendet, um sich im Gebiet des Seitenstranges der weiteren Beobachtung zu entziehen. Es liegen hier also „Seitenstrangzellen" vor. In zwei Fällen Cajàl's teilte sich der Fortsatz dieser Células limitantes T-förmig, wobei der eine Ast in den Seitenstrang überging, der andere sich nach dem Hinterstrang zurückwandte, um darin in die Längsrichtung einzubiegen.

Ich selbst kenne diese Zellen, die ich Marginalzellen nennen möchte, nicht nur aus dem Hühnchenrückenmarke, sondern auch aus dem Rückenmarke mehrerer Säuger und auch des Menschen. In der Fig. 2 der Tafel V gebe ich eine Abbildung zweier hierhergehöriger Zellen aus dem Rückenmarke eines ³/₄jährigen Kindes. Es kommen hier zwei Formen vor: 1. sehr schmale, spindelförmige, sich an den hinteren Rand der Rolando'schen Substanz anschmiegende Zellen mit tangential weit ausgebreiteten Dendriten (a); einzelne Dendriten gehen auch manchmal nach vorn, in die Rolando'sche Substanz hinein. Der Nervenfortsatz entspringt in der Regel an einem der seitlichen Pole der Zelle, um sich dann aber sofort nach vorn umzukrümmen und in die Rolando'sche Substanz einzutreten. 2. Zellen von ausgesprochener Pyramidenform (b), wobei die Spitze nach vorn gerichtet ist und in die Rolando'sche Substanz hineinragt; die Basalfläche entsendet tangentiale protoplasmatische Fortsätze, der Nervenfortsatz sitzt dem vorderen Pole der Zelle auf, manchmal, wie z. B. bei Zelle b, dient diese Spitze noch einem Dendriten zum Ursprunge, der tief in die

---

[1]) J. L. C. Schröder v. d. Kolk, Bau und Funktionen der Medulla spinalis. Braunschweig, 1859.

[2]) W. Krause, Allgemeine und mikroskopische Anatomie Bd. I, Hannover, 1876, p. 389

[3]) G Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1881, p. 347.

Rolando'sche Substanz hineinragt, ja sie bis nach vorne hin durchsetzt. Bei beiden Zellformen schlägt der ziemlich starke Axon die Richtung nach vorn ein, d. h. er schliesst sich an die meridianartigen Faserbündel der Rolando'schen Substanz an. Am menschlichen Marke gelang es mir nie, ihn auf eine längere Strecke hin zu verfolgen, stets hörte er im besten Falle ungefähr in der Mitte der Substanz auf, an der Stelle offenbar, wo seine Markscheide begann; aber es kann wohl nicht fraglich sein, dass ihm das gleiche Schicksal beschieden ist, wie den analogen Zellen im Rückenmarke anderer Säuger, d. h. dass er, am vorderen Rande der Substanz angekommen, im Bereich des Cervix cornu posterioris plötzlich eine Schwenkung nach aussen macht und in den Seitenstrang einlenkt. Dieser Verlauf des Axons trat mit grosser Klarheit zu Tage an Präparaten aus dem Rückenmarke der neugeborenen Maus, wie sie der Figur 3 der Tafel V als Vorlage gedient haben. Ausser der tangentialen und pyramidenförmigen Zellform sieht man an dieser Figur noch eine dritte Zelle (b), die ein etwas anderes Verhalten zeigt, indem sie offenbar dadurch, dass sie etwas tiefer in die Rolando'sche Substanz hineingerückt ist, eine ausgesprochene sagittal-spindelförmige Gestalt angenommen hat. Ich möchte noch auf zwei Thatsachen, die diese Figur darbietet, aufmerksam machen: erstens dass bei der einen Tangentialzelle der Nervenfortsatz ziemlich weit vom Zellkörper von der Spitze eines Dendriten entspringt, fast am vorderen Rande der Rolando'schen Substanz, zweitens dass der Nervenfortsatz bei Zelle b in einiger Entfernung von der Zelle sich spitzwinklig in zwei recht derbe, gleichstarke Äste teilt, die aber beide unweit von einander in den Seitenstrang eintreten.

Vor der Marginalzone liegt nun die merkwürdige Schichte des Hinterhorns, die die eigentliche Rolando'sche Substanz oder Formation (H. Virchow) bildet. Sie erscheint an Weigert'schen Präparaten sowohl nach vorn wie nach hinten hin ziemlich scharf abgegrenzt; was sie sowohl gegen die Marginalzone, wie auch gegen den sich in ihre Konkavität hineinerstreckenden Teil der Hinterhörner als besondere Bildung abgegrenzt erscheinen lässt, das ist ihre Armut an eigenen Nervenfasern, ja man kann sagen, ihr totaler Mangel an jenem feinen markhaltigen Fasergewirr, das sich sonst allenthalben über die graue Substanz ausbreitet, in besonderer Dichtigkeit aber in dem vor ihr gelegenen, ihre Höhlung ausfüllenden Abschnitt des Hinterhorns besteht. Sie scheint überhaupt keine autochthonen markhaltigen Fasern zu

besitzen; die starken Faserbündel, von denen sie namentlich in ihrer medialen Abteilung meridianartig durchzogen erscheint, benützen sie bloss zum Durchtritte und entsprechen zum überwiegenden Teile wie wir sahen, sensibeln Kollateralen, zum kleinern Teile den Nervenfortsätzen der soeben abgehandelten Marginalzellen. Sie zeigt das Bild eines nach vorn konkaven halbmondförmigen Bandes; manchmal aber lässt sie namentlich im Cervikalmark — was ich nirgends erwähnt finde — eine S-förmige Biegung oder auch die Andeutung mehrerer (2—3) welliger Krümmungen erkennen, so dass man unwillkürlich an das, natürlich nach dieser Seite hin sehr viel ausgesprochenere Verhalten des Olivenkernquerschnittes erinnert wird.

Es ist nun die Frage, woraus besteht diese Substanz? Dass sie eine merkwürdige, in ihrer Zusammensetzung von der sonstigen grauen Substanz differente Formation sein muss, ergiebt sich aus ihrer besonderen Reaktionsweise fast allen Färbungen gegenüber. Bald nimmt sie einen helleren, bald einen dunkleren Farbenton an, als die übrigen Teile der Hinterhörner; an Weigert'schen Präparaten fällt sie durch ihre gleichmässig-sattgelbe Färbung auf. Oft zeigt sie an Färbepräparaten eine eigenartig zerklüftete Beschaffenheit, die, wenn sie auch in dieser Form ein Kunstprodukt sein mag, doch mit gewissen spezifischen Qualitäten der Rolandoschen Formation zusammenhängen muss, da sie an anderen Provinzen des Querschnittes nie wahrgenommen wird.

Schon an einer anderen Stelle (p. 196) sind die verschiedenen Ansichten namhaft gemacht worden, die früher über die Zusammensetzung dieser Substanz geäussert worden sind. Die Diskussion drehte sich, wie wir sahen, um die Alternative: ist sie eine Gliaanhäufung oder ein besonders dichtes Konvolut von Nervenzellen und Nervenfasern? Es wurde dort auch gezeigt, dass von einem Aufbau dieser Substanz aus gewöhnlichen Spinnenzellen keine Rede sein könne. Sowohl die Weigert'sche Gliafärbung wie auch die Golgi'sche Methode zeigt, dass sie beim Erwachsenen an Gliazellen durchaus nicht reicher, ja eher noch ärmer ist als die übrige graue Substanz. Ihre Eigenart muss in einem anderen Moment begründet sein.

Wenn so der wesentliche Aufbau der Rolando'schen Substanz aus Stützelementen ausgeschlossen werden kann, so wird natürlich die nächste Frage sein, ob sich Nervenzellen in ihr finden und ob diese ihre Beschaffenheit erklären?

Es stellt sich nun in dieser Beziehung heraus, dass sie in

der That der Sitz von Nervenzellen ist, ja an solchen auch nicht gerade arm genannt werden kann. Diese Zellen sind teilweise schon seit längerer Zeit bekannt; wir finden sie z. B. schon in den oben erwähnten Clarke'schen Abbildungen angedeutet; desgleichen gedenkt ihrer v. Kölliker schon im Jahre 1867 in der V. Auflage seiner Gewebelehre p. 258. Aber erst im letzten Jahrzehnt wurde ihnen genauere Beachtung zu Teil und es waren namentlich Gierke[1]), H. Virchow[2]) und Waldeyer (a. a. O. p. 100), die ihnen besondere Aufmerksamkeit schenkten. Allein da die Beobachtungen dieser Forscher noch mit den gewöhnlichen Färbemethoden angestellt worden sind, konnten sie natürlich über die Hauptsache: das Verhalten des Nervenfortsatzes dieser Zellen keine Aufschlüsse geben. Erst die Golgi'sche Methode brachte hier Licht. Cajal stellte sie mit deren Hilfe im Rückenmarke von kleinen Säugern als sehr kleine, aber dafür ausserordentlich reichlich und fein verästelte Elemente dar, die in den mittleren Zonen der Substanz wie in zusammenhängender Reihe in der Querrichtung nebeneinander stehen. Der am hinteren Pol entspringende Nervenfortsatz soll durch die Rolando'sche Substanz hindurch sagittal nach hinten ziehen, um in das Gebiet der Randzone als Längsfaser einzutreten. Oft ist an ihm ein rückläufiger, in der Substanz frei endigender Ast vorhanden.

Mir selbst ist es in letzter Zeit gelungen, diese Elemente im menschlichen Rückenmarke mit dem Chromsilberverfahren in vortrefflicher Weise darzustellen, und zwar sowohl bei Föten als auch bei Kindern aus dem ersten Lebensjahre. Meine Erfahrungen ergeben, dass sie beim Menschen nicht gerade als sehr zahlreich zu bezeichnen sind und dass von einer regelmässig reihenartigen Anordnung hier keine Rede sein kann; sie finden sich vielmehr unregelmässig durch die Substanz als sporadische Elemente zerstreut. Was an diesen Zellen am meisten auffällt, das ist ihre ausserordentlich kleine Beschaffenheit; man kann sie geradezu, analog den kleinen Zellen der inneren Schicht der Kleinhirnrinde, als „Körnerzellen" bezeichnen. Aus der Fig. 2 der Tafel V wird man durch den Vergleich mit den Marginalzellen erkennen, wie ausserordentlich tief sie unter der Normalgrösse der Nervenzellen des Rückenmarkes stehen. Sie sind bald von stern-

[1]) H. Gierke, Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 26, 1886, p. 144.

[2]) H. Virchow, Über Zellen in der Substantia gelatinosa Rolandi. Referiert im Neurolog. Centralblatt, Jahrg. VI, 1887, p. 263.

förmiger oder polymorpher, bald mehr von spindelförmiger Gestalt mit sagittal gestellter Achse. Im ersteren Falle können die Dendriten nach allen Richtungen hin ausgehen, im letzteren sind sie büschelförmig auf die beiden Pole, häufig sogar nur auf den vorderen, beschränkt, wodurch die Zelle eine längliche Gestalt annimmt. Die Dendriten sind im ganzen eher spärlich, aber oft sehr fein verästelt, kurz, auch im Verhältnis zum Zellkörper; die sagittalen Ausläufer sind noch relativ die längsten. Die sternförmigen Zellen erscheinen stets stärker verzweigt als die spindeligen. Der Nervenfortsatz entspringt ausnahmslos an der hinteren Seite der Zelle, in der Regel aus einer Zuspitzung von ihr; er ist sehr zart und zieht immer unter leicht welligem Verlauf geradeaus nach hinten in die Gegend der Marginalzone, wo er sich dem Blicke entzieht; über diese hinaus, in das Gebiet der Randzone vermochte ich ihn nur ab und zu zu verfolgen und ich glaube, dass er in der Mehrzahl der Fälle schon in der Marginalzone in die Längsrichtung übergeht, was auch mit der Thatsache übereinstimmt, dass diese Zone an Weigert'schen Präparaten zahlreiche, wenn auch locker angeordnete, feine markhaltige Faserquerschnitte aufweist. Nach vorne zieht kein Axon; dies sei besonders betont, ebenso wie auch noch die Thatsache, dass anderweitige Zellen, als die geschilderten, speziell solche vom Golgi'schen Typus in der Rolando'schen Substanz des Menschen bestimmt nicht vorkommen.

Wir haben somit einen zweiten Bestandteil der Rolando-schen Substanz kennen gelernt, Nervenzellen, die zwar von merkwürdiger Beschaffenheit sind, aber die Eigenart dieser Substanz noch immer nicht erklären können. Denn sie sind im ausgebildeten Marke auf keinen Fall zahlreich genug, um der Substanz irgendwie ein spezifisches Gepräge aufzudrücken. Sie können mit den Stützzellen und den durchtretenden Fasern allein die Zusammensetzung der Rolando'schen Formation noch nicht ausmachen, es muss daneben noch eine besondere Substanz als Hauptbestandteil vorhanden sein, die diese zu dem stempelt, was sie ist. Dies betont auch Weigert[1]), indem er sagt, dass sie ausser wenig Glia und einigen Nervenzellen hauptsächlich von einer „physiologisch unbestimmten reichlichen übrigen Substanz“ gebildet wird.

Hier ist nun die Golgi'sche Methode wie keine zweite geeignet, Licht zu bringen. Sie zeigt, dass diese „unbestimmte Sub-

[1]) C. Weigert, Bemerkungen über das Neurogliagerüst des menschlichen Centralnervensystems. Anat. Anz., Jahrg. V, 1890, p. 543.

stanz“ zu einem guten Teile wenigstens aus einem ziemlich dichten Geflecht ausserordentlich feiner, markloser Nervenfibrillen besteht. Dieser Plexus setzt der Golgischen Methode einen grossen Widerstand entgegen. In seltenen Fällen gelingt es nur, ihn darzustellen, und auch im besten Falle tritt er nie in der ganzen Ausdehnung der Rolando'schen Substanz in die Erscheinung, sondern immer nur an einzelnen Stellen. Die schönsten Bilder erhielt ich davon am Rückenmarke der neugeborenen Maus und des neugeborenen Kindes. Das Geflecht ist so zart, wie sonst an keiner anderen Stelle der grauen Substanz und auch von durchaus unregelmässig durcheinander gewirrter Beschaffenheit. Schon Lustig[1]) hat dieses Fibrillengewirr mit der Exner'schen Methode dargestellt. Auch v. Kölliker (Gewebelehre, VI. Auflage, p. 85) hat es wohl mit der Golgi'schen Methode darzustellen vermocht. Ich bin bereit, es gleich v. Kölliker, auf sensible Kollateralen zurückzuführen, ohne allerdings den Zusammenhang mit den sensibeln Fasern direkt nachweisen zu können und möchte dabei nur betonen, dass diese Kollateralen, im Gegensatz zu allen anderen, durchweg marklos sind. Man sieht an Weigert'schen Schnitten gar nichts davon.

Hiermit könnte es scheinen, als ob die Frage nach dem Aufbau der Rolando'schen Substanz erledigt wäre, indem sich jene „physiologisch unbestimmte Zwischensubstanz“ als ein äusserst dichter Faserfilz erweise, der sich durch die ausserordentliche Zartheit und totale Marklosigkeit seiner Elemente allen unseren Färbungsmethoden ausser der Exner'schen und Golgi'schen entziehe und infolge der Unvollkommenheit der Technik an Tinktionspräparaten das Bild einer strukturlosen Masse vortäusche. Aber es ist nicht möglich, sich bei dieser Anschauung zu beruhigen. Mag der Filz auch eine hervorragende Rolle in der Bildung der „Zwischenmasse“ spielen, es ist noch ein anderes dabei, und ich glaube, dass dieses andere gerade das Spezificum der Substanz ist.

Die Beobachtungen, die zur Annahme noch eines weiteren Bestandteiles hindrängen, sind der Embryonalentwickelung der Rolando'schen Substanz entnommen. Es wurde oben erwähnt, dass im ausgebildeten Zustande die Substanz nicht gerade reich an Nervenzellen genannt werden kann. Dem entspricht

---

1) A. Lustig, Zur Kenntnis des Faserverlaufs im menschlichen Rückenmarke. Sitzungsberichte d. Wiener Akademie, Bd. 88, III. Abt., 1883.

auch die Thatsache, dass man an Färbepräparaten des Rückenmarkes (Hämatoxylin, Nigrosin u. s. w.) nur eine mässige Zahl von Kernen in der Substanz antrifft, auf alle Fälle nicht mehr als sie andere Gebiete der grauen Substanz aufweisen. Untersucht man aber gefärbte Serien aus dem Rückenmarke junger Embryonen, beim Menschen etwa aus dem 2.—3. Monat, so erhält man überraschenderweise ein ganz anderes Bild. Die Rolando'sche Substanz scheint jetzt, abweichend von den anderen Teilen der grauen Hörner, wie aus lauter dicht gedrängten kleinen Körnern zu bestehen, sie bietet genau dasselbe Bild, wie etwa die Körnerlagen des Kleinhirns oder der Netzhaut; schon bei Lupenvergrösserung hebt sie sich dadurch aus dem Rückenmarksquerschnitte aufs schärfste hervor. Ich habe es unterlassen, hier eine Abbildung dieses allbekannten Verhaltens zu geben, da die Litteratur schon eine ganze Anzahl hiehergehöriger Figuren aufweist. Ich verweise z. B. auf folgende Zeichnungen: Vignal, Archives de Physiologie normale et pathologique, 1884, Pl. X Fig. 15 u. 18, Corning, Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 31, 1888, Fig. 2—4. — Corning's Arbeit ist es namentlich, in der wir über diese dichtgedrängten Zellen die ausführlichsten Angaben finden. Er hat ihre Entwickelung am Medullarrohr von Kaninchenembryonen verfolgt und nachgewiesen, dass sie am 12.—13. Tage aus den Keimzellen der dorsalen, später obliterierenden Abteilung des Centralkanals hervorgehen. An dieser Partie des Schlitzes zeigt die ihn begrenzende Keimschichte schon sehr frühzeitig die Erscheinungen einer lebhafteren Zellproliferation (vergl. in dieser Beziehung auch die soeben erschienene Arbeit Prénant's [1]), in der ebenfalls der Reichtum der dorsalen Abteilung des Centralkanales an Mitosen betont wird). Die Folge davon ist, dass in der hintersten Abteilung der grauen Substanz, an der Stelle, die ihrer Lage nach der späteren Rolando'schen Formation entspricht, eine dichte Anhäufung von Zellen zu stande kommt, die anfangs noch mit ihrem Mutterboden, der Wucherungszone am Centralkanal, in breiter Verbindung steht, sich aber davon, wenn der Kaninchenembryo ungefähr 18 Tage alt geworden ist, Hand in Hand mit der Obliteration des Centralkanales, allmählich lostrennt; jetzt erst haben wir das typische Verhalten vor uns: zwei isolierte breite Körnerhaufen rechts und links von der hinteren Mittellinie. In

---

[1]) A. Prénant, Critériums histologiques pour la détermination de la partie persistante du canal ependymaire primitif. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiologie, Bd. XI, 1894, p. 1.

betreff des Charakters dieser Zellen hat sich Corning die Vorstellung gebildet, dass sie weder ausgesprochene Nervenzellen, noch Stützzellen, sondern indifferente „Bildungszellen" seien; ja er scheint die Ansicht zu hegen, dass sie zeitlebens auf einem solchen physiologisch neutralen, embryonalen Zustand verharren, wobei er es offen lässt, ob sie später durch Verhornung (Gierke) oder andere Prozesse noch einer Veränderung (Corning denkt hier offenbar an eine regressive Veränderung) unterliegen.

Die Golgi'sche Methode ergiebt nun, dass diese aus der Unvollkommenheit der gewöhnlichen Färbungen leicht erklärliche Ansicht nicht zutrifft, denn sie enthüllt die fraglichen Zellen mit Bestimmtheit als merkwürdige kleine Nervenzellen. Ich habe die Verhältnisse dieser Elemente sehr schön untersuchen können am Rückenmarke 13—15tägiger Hühnchen und namentlich an der nach Golgi behandelten Serie eines 3½ cm langen Schweineembryos (Fig. 1 Tafel V); die fraglichen Zellen bieten hier wie dort die gleichen Verhältnisse dar, nur sind sie bei dem Schweineembryo noch winziger. Imprägnieren sich diese Zellen in dichter Fülle, was nicht selten der Fall ist, so verleihen sie der Rolando'schen Substanz ein sehr merkwürdiges Aussehen: sie stellt sich unter dem Bilde eines beispiellos dichten unentwirrbaren Konvoluts von minimal kleinen Zellen und Fasern dar. Erst wenn da und dort die elektive Spezialität der Chromsilbermethode zur Geltung kam, gelingt es, die Beschaffenheit der kleinen Körnerzellen zu ermitteln. Das erste, was man an ihnen feststellen kann, ist, dass sie einen Nervenfortsatz und Dendriten habe: sie sind also Neurocyten. Aber das Zellprotoplasma ist sehr spärlich und beschränkt sich auf einen feinen Saum um den stets braun imprägnierten, schon an sich kleinen Kern herum. Es ist weniger der ungleichmässige Ansatz des Protoplasmas an den Kern, als vielmehr die verschiedene Abgangsweise der Dendriten, was diese Zellen bald birnförmig, bald spindelförmig, bald auch polygonal erscheinen lässt. Die medial gelegenen Zellen erscheinen oft gegen das Septum posterius resp. den obliterierenden Teil des Centralkanals orientiert und man kann auch oft an Golgi-Präparaten solche Zellen nachweisen, die sich noch im Neuroblastenstadium befinden und noch in der Nähe des Centralkanales liegen. Die Dendriten sind 2, 3 oder mehr an der Zahl, relativ stark, steif und lang und können nach allen Richtungen hin auseinandergehen: die in der hinteren Region der Zellanhäufung gelegenen Zellen senden einige Dendriten oft bis

an die Oberfläche des Rückenmarkes hinaus, wo sie umgebogen oder zu einem Knötchen verdickt endigen. Aber der Ausdruck „Dendriten" ist hier eigentlich unpassend, denn diese Ausläufer sind in der Regel unverzweigt oder nur 1—2 mal geteilt, sie sehen überhaupt nicht aus, wie die Dendriten anderwärts, sind relativ recht derb und vor allen Dingen ganz glatt; hierdurch läuft man oft Gefahr, sie mit dem Nervenfortsatz zu verwechseln. Aber ein Versehen nach dieser Richtung hin ist ausgeschlossen, wenn man sich an ein anderes entscheidendes Merkmal hält, wodurch die Differentialdiagnose von Axon und Dendriten gesichert ist: wenn man nämlich berücksichtigt, dass der Axon sich stets durch seine ungewöhnlich zarte Beschaffenheit in sehr ausgesprochener Weise von den Dendriten unterscheidet; in der Regel ist er so fein, dass man ihn gerade noch wahrnehmen kann; auch zeigt er eine grössere Gleichmässigkeit des Kalibers. Bezeichnend für ihn sind noch die feinen Schlängelungen seines Verlaufes.

Ich habe an diesen Zellen nie mehr als einen einzigen Nervenfortsatz wahrnehmen können. Meine Erfahrungen stehen in dieser Hinsicht in Widerspruch zu denen Cajal's, der bei Taubenembryonen Zellen mit mehreren Axonen beschrieb, wozu allerdings zu bemerken ist, dass er in einer neueren Arbeit [1]) seine Angaben insofern modifiziert, als er diese polyaxischen Zellen als äusserst selten hinstellt und auch im Falle ihres Vorkommens sie als Entwickelungsstadien deutet, als Formen, woraus später noch, durch Bildung eines gemeinsamen Stieles für die beiden Ausläufer, Zellen mit nur einem einzigen, aber geteilten Nervenfortsatz hervorgehen.

Die wichtigste Frage wird natürlich sein: wohin geht der Nervenfortsatz dieser Zellen? Dies festzustellen gelang mir mit aller Sicherheit und meine diesbezüglichen Erfahrungen, die hauptsächlich an Schweineembryonen gewonnen sind, schliessen sich ganz an diejenigen von Cajal an. A priori sollte man nach dem, was oben in betreff der Rolando'schen Zellen des reifen Rückenmarkes mitgeteilt wurde, voraussetzen, dass sich auch hier die Fortsätze alle nach hinten wenden und in die Randzone und Marginalzone übergehen. Überraschenderweise findet man aber etwas anderes. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Zellen wendet sich der Fortsatz nach vorn, um in bogenförmig seitwärts

[1]) S. R. y Cajal, Los ganglios y plexos nerviosos del intestino de los mamíferos. Madrid 1893, p. 41.

gekrümmtem Verlauf in den Seitenstrang einzumünden. Die meisten legen diesen Weg in der Weise zurück, dass sie sich zuerst in sagittal vorwärts gerichtetem Verlaufe auf dem kürzesten Wege aus der Zellenanhäufung befreien und dann erst vor dieser nach aussen ziehen, manche aber schlagen gleich von ihrem Ursprunge an die laterale Richtung ein, um sich bis zu ihrem Eintritt in den Seitenstrang in querem Verlauf zwischen den Zellen der Rolando'schen Substanz hindurchzuwinden. Eine Teilung des Axons noch im Hinterhorn mit parallelem Verlauf der beiden Teilungsäste kam ab und zu zur Beobachtung. —. An Präparaten, wo sich alle oder viele Zellen in der Substanz gefärbt zeigen, bewirken die vielen gegen den Seitenstrang hin ziehenden Fasern im lateralen Teil des Hinterhorns das Bild einer annähernd parallelen, ziemlich dichten Streifung.

Der Majorität dieser „Seitenstrangzellen" steht aber eine Minorität solcher Elemente gegenüber, die ihren Axon direkt nach hinten, in den hinter der Rolando'schen Substanz gelegenen Saum weisser Substanz, woraus später Marginalzone und Randzone hervorgehen, senden. In der Figur 1 der Taf. V, aus dem Schweinerückenmarke, sieht man beiderlei Kategorien abgebildet. In sehr seltenen Fällen kann man auch die Existenz von Zellen konstatieren (s. Zelle b), deren Fortsatz sich in zwei Äste gabelt, wovon der eine in den Seitenstrang, der andere in die Randzone tritt.

Die hier dargelegten Verhältnisse bilden durchaus ein embryonales Verhalten, was ich namentlich Ramón y Cajal gegenüber betonen möchte. Der Schilderung von Cajal liegt die Vorstellung zu Grunde, als lägen hier definitive Einrichtungen vor. Meiner Erfahrung zufolge ist aber die Sachlage folgendermassen zu präzisieren:

1. Bei dem Embryo besteht die Rolando'sche Substanz aus dicht gedrängten, zahlreichen kleinen Nervenzellen, die der Mehrzahl nach Seitenstrangzellen, nur zu einem kleinen Teile Hinterstrangzellen sind.

2. Bei dem entwickelten Säuger sind die Zellen der Rolando'schen Substanz sparsam; die vorhandenen sind alle Hinterstrangzellen.

Es gilt nun, für den merkwürdigen Kontrast, der sich namentlich in dem verschiedenen Verlauf des Nervenfortsatzes kundgiebt, eine befriedigende Erklärung zu finden. Wenn ich im folgenden eine solche Erklärung versuche, so gehe ich natürlich von der

Voraussetzung aus, dass das, was ich an der Rolando'schen Substanz des Schweineembryos finde, auch auf die Embryonen der Nager und des Menschen übertragbar ist. Ich halte dies nach meinen anderweitigen Erfahrungen ohne weiteres für erlaubt.

Der verschiedene Verlauf des Axons ist dasjenige, was die grösste Schwierigkeit bereitet. Denn handelte es sich bloss um eine Reduktion der Zellen an Zahl bei sonst gleichen Formverhältnissen, so wäre es unschwer, das spätere Verhalten aus dem embryonalen in der Weise abzuleiten, dass man annehmen würde, die Verminderung sei nur eine scheinbare, indem die Zellen bei gleicher Zahl infolge der stärkeren Entwickelung der Zwischenmasse weiter auseinandergedrängt sind. Aber durch die Inkongruenz der Form kann man bestimmt sagen, dass bei dem Embryo bestimmte Elemente vorhanden sind, die bei dem Erwachsenen fehlen und es ist die Frage, was mit den verschwindenden Elementen bei dem Übergang des einen Stadiums in das andere geschieht? Es handelt sich um einen richtigen Ausfall von Elementen, denn dass der Fortsatz etwa durch Wachstumsverschiebungen aus dem Seitenstrang, in den er anfangs einmündet, in den Hinterstrang hinüberverlagert werde, darf wohl als ausgeschlossen gelten.

Als nächstliegende Annahme bietet sich vor allem die Vermutung dar, dass die Seitenstrangzellen aus der Rolando'schen Substanz vielleicht nach und nach hinauswandern in weiter vorn gelegene Gebiete des Hinterstranges und so das Terrain der Rolando'schen Substanz allmählich ganz den Hinterstrangzellen überlassen. Aber hierfür fehlen alle direkten Anhaltspunkte; die Verlagerung einer so grossen Zahl von Elementen aus einer Gegend des Rückenmarkes in eine andere müsste doch ihren topographischen, oder doch wenigstens, an gefärbten Schnitten aus der entsprechenden Periode, ihren histologischen Ausdruck finden, was nicht der Fall ist. Andererseits hat man noch nie an Golgi-Präparaten so kleine Seitenstrangzellen, wie es die fraglichen Elemente der Rolando'schen Substanz sind, im Hinterhorn oder anderwärts in der grauen Substanz gefunden, eine Schwierigkeit, die man allerdings durch die Annahme einer nachträglichen Volumenzunahme jener Zellen beilegen könnte.

Anstatt noch weitere Möglichkeiten zu diskutieren, möchte ich nun gleich die allerdings durchaus nur hypothetische Auffassung vorlegen, die ich mir zur Erklärung der besprochenen Erscheinungen gebildet habe. Ich halte es für das Wahrscheinlichste, dass die Seitenstrangzellen der Rolando'schen

Substanz auch später an Ort und Stelle verbleiben, dass sie aber allmählich im Laufe des postembryonalen Lebens einer regressiven Metamorphose, einer Art von „Degeneration“ anheimfallen, die sich darin äussert, dass sie sowohl den gewöhnlichen Färbungen wie auch der Golgischen Methode mehr und mehr unzugänglich werden und schliesslich zu einer einheitlichen Grundmasse konfluieren, wobei offenbar auch die Nervenfortsätze einer Atrophie anheimfallen. Man würde demnach also eine Überproduktion von Nervenelementen an einer bestimmten Stelle des Rückenmarkes anzunehmen haben, eine Bildung von Nervenzellen, die, vielleicht von vornherein ausserhalb des funktionellen Zusammenhanges stehend, des belebenden und auch morphologisch bildenden und erhaltenden Einflusses der Reizströme von Anfang an entbehren, und infolge dessen bald einer Reduktion unterliegen. Sind sie aber auch von der eigentlichen nervösen Funktion ausgeschlossen, so finden sie doch vielleicht in dem Mechanismus des Rückenmarkes in einem anderen Sinne funktionelle Verwertung: durch ihre verschmolzenen Leiber verbinden sie sich gleichsam zu einem Stützorgan des Rückenmarkes und namentlich der hinteren Wurzelfasern. In dieser verschmolzenen Masse würde also das Charakteristische für die Rolando’sche Substanz liegen, dasjenige, was die Erklärung in sich schliesst für das bisher Rätselhafte ihrer Erscheinungsform.

5. Golgi’sche Zellen oder Dendraxonen. Die letzte Zellgattung, die eine nähere Betrachtung erheischt, umfasst jene hochinteressanten Formen, die ihrem Entdecker zu Ehren Golgische Zellen genannt werden und deren wesentliches Merkmal in der feinen Aufzweigung des Nervenfortsatzes gleich in der Nähe seines Ursprunges besteht. Der Nachweis dieser zierlichen Zellen ist im Rückenmarke mit keinen Schwierigkeiten verbunden und es eignen sich dazu vorzugsweise grössere Säuger, wie Hund, Kalb, Rind; am schönsten vermochte ich sie aber im menschlichen Rückenmarke darzustellen. Von den vielen Zellen dieser Art, die ich vor Augen hatte, sind einige auf den Tafeln III (e) und IV (16 und 18), sowie in der Figur 58 zur Ansicht gebracht. Indessen kenne ich diese Elemente auch aus dem Rückenmarke kleinerer Säuger, namentlich der Maus (Figur 57), sowie auch aus dem des Hühnchens (Figur 56). Es ist bemerkenswert, dass diese Zellen bisher meines Wissens im Rückenmarke der übrigen Vertebraten: Reptilien, Amphibien und Fische

nicht nachgewiesen werden konnten; sehr wahrscheinlich fehlen sie da überhaupt.

Der Sitz der Dendraxonen ist das Hinterhorn, aber an welcher Stelle des Hinterhorns sie liegen, darüber stehen meine eigenen Erfahrungen mit denen anderer Forscher in einem gewissen Widerspruch. Golgi hat als ihren Hauptsitz die Rolando'sche Substanz bezeichnet, hier sollen sie die einzigen Elemente bilden, weiter vorn kommen sie nach Golgi zwar auch vor, ja sie können sich bis in ein Gebiet hinein erstrecken, das schon dem Vorderhorn zuzurechnen ist, aber überall mit anderweitigen Elementen untermischt. Auch Cajal und Van Gehuchten schrieben solche Elemente der Rolando'schen Substanz zu. Meine eigenen Beobachtungen, die an dem Rückenmark verschiedener Säuger und des Menschen angestellt worden sind, ergaben insofern ein anderes Resultat, als es mir nie gelungen ist, in der Rolando'schen Substanz Dendraxonen aufzufinden: wie schon geschildert, gehörten alle Zellen, die ich hier zu imprägnieren vermochte, zur I. Zellkategorie. Desgleichen habe ich sie ebensowenig, wie v. Kölliker, jemals im Bereich des Vorderhorns auffinden können. Sie scheinen mir namentlich beim Menschen eine bedeutend beschränktere Lokalisation aufzuweisen. Ich sah sie nirgends anders als in dem vor der Rolando'schen Substanz gelegenen Teil der Hinterhörner, entweder inmitten des dichten Filzes, der die Konkavität dieser Substanz ausfüllt, oder mehr medial, in der Nähe der

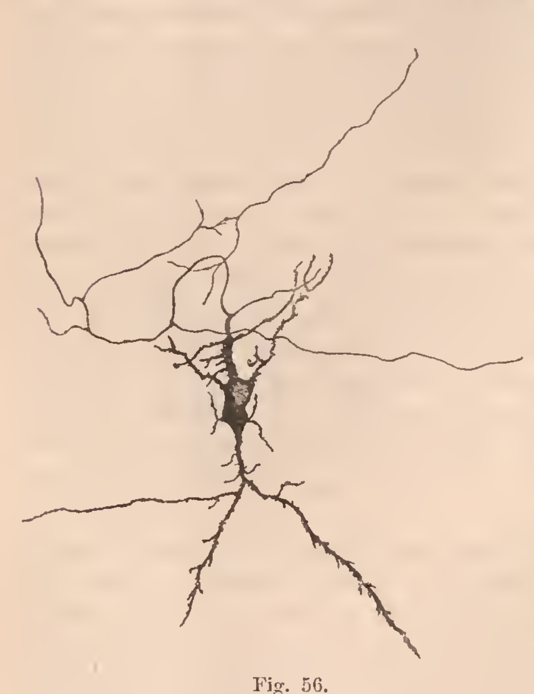


Fig. 56.
Dendraxon aus dem Hinterhorn des 12tägigen Hühnchens.

Hinterstränge, namentlich in der Gegend, die im Dorsolumbalteil von den Clarke'schen Säulen in Anspruch genommen wird und in dem sich daran anschliessenden Rayon.

Von den vielen hierhergehörigen Zellen, die ich im menschlichen Rückenmarke beobachtet und zum Zwecke eines genauen



Fig. 57.
Golgi'sche Zellen aus dem Hinterhorn der neugeborenen Maus (Dendriten nur teilweise dargestellt.)

Studiums mir abgezeichnet hatte, sass nur eine einzige soweit vorn, dass sie ungefähr in ein Niveau mit der hinteren Kommissur zu liegen kam, alle übrigen lagen weiter hinten. Auch die beiden Dendraxonen, die ich beistehend vom Hühnchen und der Maus abgebildet habe, hatten vor der Rolando'schen Substanz

ihren Sitz, ungefähr in der Mitte des Hinterhorns. Die laterale Hälfte des Hinterhorns scheint von solchen Elementen frei zu bleiben. Dass sie überall, wo sie nur auftreten, den Platz mit anderen Zellgattungen teilen müssen, ist eine Thatsache, die sich schon aus dem vorher Mitgeteilten ergiebt.

Die Golgi'schen Zellen des menschlichen Rückenmarkes (Fig. 58) sind kleinere, rundliche oder eckige, mitunter auch etwas in die Länge gezogene Elemente mit schwacher Dendritenentwickelung; es ist als ob die ganze Expansivkraft der Zelle durch



Fig. 58.
Golgi'sche Zelle aus dem Hinterhorn eines menschlichen Fötus von 35 cm Länge.
* Nervenfortsatz.

die Verästelung ihres Nervenfortsatzes absorbiert würde. Die Dendriten zeigen oft eine auffallend stachelige Beschaffenheit. Der Nervenfortsatz ist an seinem glatten Aussehen ohne weiteres zu erkennen; er entspringt bald an der medialen, bald an der vorderen, bald an der hinteren Seite der Zelle. Sehr bald, noch in der Nähe der Zelle, teilt er sich dichotomisch, die Äste weichen rechtwinklig auseinander, laufen ein Stückchen weiter fort und unterliegen auch wieder einer Teilung, wobei sie sich allmählich verdünnen und unter weiterer Aufzweigung schliesslich in sehr

feine Endzweige auslaufen. Ihr charakteristisches Gepräge erhält die Verästelung hauptsächlich dadurch, dass die meisten Äste rechtwinklig entspringen; hierdurch gewinnt sie einen ganz anderen, viel ausgebreiteteren, freieren Habitus als das Endbäumchen einer Zelle vom I. Typus. Die meisten Äste und namentlich die letzten und vorletzten lassen einen geraden, gestreckten Lauf erkennen und können sich daher über umfangreiche Gebiete des Hinterhorns ausbreiten; vielfach sieht man sie nicht nur in die Mittelzone der grauen Substanz, sondern auch mit feinen Ästchen in den Hinterstrang hineindringen. Der Reichtum der Verästelung ist bei den einzelnen Zellen etwas verschieden; im allgemeinen ist im menschlichen Rückenmarke die Verzweigung des Nervenfortsatzes als mässig zu bezeichnen, während sie z. B. bei der Maus (s. Fig. 57) eine viel üppigere Entfaltung zeigt. Ein allerdings nicht wesentlicher Unterschied zwischen den einzelnen Vertretern dieser Gattung lässt sich im menschlichen Marke darin konstatieren, dass bei einer Anzahl von Zellen die Zelle wie umringt ist von der Verzweigung ihres eigenen Fortsatzes, dass sie gleichsam eingepflanzt ist in dessen Ramifikation, in anderen Fällen aber die Verästelung mehr nach einer Seite der Zelle hin entwickelt erscheint, die Zelle mehr ausserhalb der Verästelung ihres Axons liegt.

Aber nicht bei allen Golgi'schen Zellen liegen die Verhältnisse so klar. Schon bei v. Kölliker finden wir die Wahrnehmung niedergelegt, dass man aus der Verästelung des Fortsatzes oft einen stärkeren Stamm hervorgehen sieht, der in hohem Masse das Aussehen eines Achsencylinders darbietet. In Kölliker's Fällen hörte dieser stets wie abgeschnitten auf, so dass über seine weiteren Verhältnisse kein Aufschluss gewonnen werden konnte. So war es auch bei einigen von den analogen Fällen, die ich zu beobachten in der Lage war. Aber nicht bei allen. In der Zelle 18 der Tafel IV sieht man einen Fall dargestellt, wo man den aus der Verästelung entspringenden stärkeren Ast deutlich in den Burdach'schen Strang verfolgen kann. Dass es sich hier um eine richtige Beteiligung an der Bildung der Hinterstränge und nicht nur um ein dendritenartiges Hineinragen in die weisse Substanz mit baldiger Endigung handelt, darf man einerseits aus der Breite jenes Astes, andererseits aus der Beobachtung von Zellen ableiten, die, wie Zelle 38 der Tafel IV, unzweifelhaft Hinterstrangzellen darstellen, aber durch ihre entsprechende Lage, den zickzackförmigen Verlauf ihres Fortsatzes und noch mehr durch dessen starke und lange Seitenäste ihre nahe Ver-

wandtschaft mit der Golgi'schen Zellform handgreiflich an den Tag legen. Das Ergebnis also, zu dem wir gelangen, ist, dass es zwischen typischen Golgi'schen Zellen und Zellen des Hinterstranges gewissermassen Übergangsformen oder Kombinationsformen giebt, bei denen der aus der Zelle hervorgehende Fortsatz einen Teil seiner Masse zu einer reichlichen Verästelung aufsplittert, den andern aber im Anschluss an den Deiters'schen Zelltypus als Längsfaser in die Hinterstränge sendet.

4. Die Kollateralen der Vorderseitenstränge.

Untersucht man einen nach Weigert's Methode gefärbten Querschnitt des Rückenmarkes, so sieht man eine grosse Menge von Faserbündeln aus den Vorder- und Seitensträngen in die graue Substanz eindringen. Schon früher hatte man erschlossen — positive Anschauungen nach dieser Richtung hin gewährten die früheren Methoden nicht —, dass an diesen Faserzügen zweierlei Fasergattungen beteiligt seien: Achsencylinderfortsätze, die aus den Zellen der grauen Substanz in die weissen Stränge hinausstreben und direkte Einbiegungen der in der weissen Substanz verlaufenden Längsfasern, welch letztere im Grunde genommen auch nichts anderes darstellen als die weiteren Fortsetzungen und Endstücke derselben Ausläufer. Die Ergebnisse, die uns die Golgi'sche Methode lieferte, bestätigten die doppelte Zusammensetzung jener Bündel; während aber die erste Hälfte jener Vermutung, die Beteiligung hinaustretender Nervenfortsätze an diesen, als richtig befunden wurde, zeigte es sich, dass in betreff der zweiten Hälfte eine Modifikation vorgenommen werden muss. Nur ein geringer Bruchteil jener Einstrahlungen entspricht nämlich den direkten Endstücken der Längsfasern, bei den meisten handelt es sich vielmehr nur um Nebenäste, Kollateralen, die die Längsfasern während ihres auf- und absteigenden Verlaufs rechtwinklig an die graue Substanz abgeben.

Die Entdeckung dieser wichtigen Einrichtungen des Markes verdanken wir Golgi. Allein der allgemeinen Beachtung sind die Kollateralen erst teilhaftig geworden, nachdem sie Cajal nochmal und präziser dargestellt und in ihrer funktionellen Wichtigkeit beleuchtet hatte. Golgi und namentlich Cajal zeigten, dass alle Längsfasern der weissen Stränge von Stelle zu Stelle feine Zweigchen aus sich hervorgehen lassen, die tief in die graue Substanz hineindringen, um darin durch Ramifikation in ausserordentlich

zarte Äste ein freies Ende zu finden, wobei sie die Nervenzellen umspinnen, richtiger sich mit deren Dendriten verfilzen. Ihr Ursprung erfolgt an den Längsfasern, wie das schon oben für die sensibeln Kollateralen mitgeteilt wurde, mit einer kleinen Verdickung (s. Fig. 45), häufig in der Weise, dass die Faser an der betreffenden Stelle einen kleinen Vorsprung bildet. Was man früher für direkte Endigungen der Längsfasern hielt, entspricht der überwiegenden Mehrzahl nach nur Kollateralen. Der erste, der Golgi's und Cajal's Angaben für Sänger bestätigen und durch wichtige Zusätze erweitern konnte, war v. Kölliker. An guten Längsschnitten fand v. Kölliker keine längere longitudinale Faser, die nicht Kollateralen entsendet hätte. Bald folgten Bestätigungen von Van Gehuchten, Lenhossék u. a.

Die Kollateralen sind im allgemeinen viel feiner als die Strangfasern und die Axone der Nervenzellen, sie erzeugen, wo sie sich vollkommen imprägniert haben, ein zartes dichtes Geflecht in der grauen Substanz (Fig. 59), in die sie aus dem weissen Mantel konvergierend von allen Seiten eindringen. Sie sind wohl fast alle mit Markscheiden versehen, aber diese Markscheiden treten an ihnen, wie schon einmal erwähnt, ontogenetisch etwas später in die Erscheinung als an den Strangfasern und den Axonen: daher das einfachere Bild, das man mit der Weigert'schen Färbung am Rückenmarke junger Föten erhält. — In Betreff der Endigungsweise der Kollateralen gilt das über die sensibeln Kollateralen Gesagte. Auch hier wäre es unzutreffend, sich ihre Verästelung als dichtes Endbüschelchen oder pericellulären Korb vorzustellen; die Dinge liegen viel einfacher: die Fasern teilen sich in mehrere Äste und laufen damit in der Regel einfach aus. Sie finden auch bei diesem schlichteren Verästelungstypus, dank den weitausgebreiteten Dendriten der Zellen, auf die sie einzuwirken haben, die nötigen Kontakte.

Geben ausnahmslos alle Längsfasern der Stränge Kollateralen ab? Ich glaube diese Frage nach meinen Erfahrungen, wenigstens was das menschliche Rückenmark betrifft, nicht unbedingt bejahen zu dürfen. An den Fasern der Pyramidenbahnen sind sie äusserst selten, sind aber doch, wie wir sehen werden, bestimmt vorhanden; dagegen gelang es mir bisher nicht, aus den peripherischen Schichten des Seitenstranges (Kleinhirnseitenstrangbahn, Gowers'sches Bündel) Kollateralen in die graue Substanz zu verfolgen. Jedenfalls aber ist die Mehrzahl der Fasern damit versehen, vor allem die Elemente der sog. kur-

zen Bahnen. Die meisten Kollateralen der Vorder-Seitenstränge gehen aus den Partien der weissen Substanz hervor, die der grauen Substanz unmittelbar anliegen, spärlicher sieht man sie aus deren mehr auswärts gelegenen Teilen entspringen. Berücksichtigt man das, was schon oben bezüglich der Hinterstrangkollateraen mitgeteilt wurde, sowie auch die Thatsache, dass die Nervenfortsätze der Strangzellen fast nie in die äussersten Zonen des Markmantels verfolgt werden können, sondern, wenn sie überhaupt bis zur weissen Substanz imprägniert vorliegen, schon in deren innersten Zonen verschwinden, so darf man vielleicht die Ansicht aussprechen, dass diese inneren Zonen die ersten Strecken der Strangfasern in sich fassen und dass hauptsächlich diese Teile es sind, die Kollateralen abgeben.

In physiologischer Beziehung hat der Nachweis der Kollateralen auf unsere Vorstellungen über die Wirkungsweise der in verschiedenen Höhen des Rückenmarkes befindlichen Nervenzellen auf einander wesentlich umgestaltend eingewirkt. Es ergiebt sich, dass diese gegenseitige Beeinflussung viel umfassender ist, als man sie sich bis dahin gedacht hatte. Schon früher hatte man ja gewusst, dass es viele Zellen giebt, die ihren Nervenfortsatz als Längsfaser in die weisse Substanz eintreten lassen, ihn aber nicht bis ins Gehirn hinauf senden, sondern ihm noch innerhalb des Rückenmarkes durch Einlenkung in die graue Substanz ein Ende bereiten. Man nannte die Komplexe solcher Fasern, für deren Existenz u. a. Gaule[1]) durch seine sinnreichen und gründlichen Faserzählungen am Rückenmark des Frosches so bestimmte Beweise beigebracht hatte, „kurze Bahnen“ oder „Längskommissuren“. Den Entladungspunkt der von der Zelle ihrem Fortsatze mitgeteilten Erregung hatte man aber dabei einzig in die Endspitze des Ausläufers verlegt und demgemäss angenommen, dass die Ursprungszelle nur auf diejenigen Zellgruppen einzuwirken im stande sei, in deren Bereich ihr Fortsatz sein Ende erreiche. Nach den neuen Enthüllungen wissen wir nun, dass dem nicht so ist. Die Zelle vermag das ganze Gebiet der grauen Substanz, an dem ihr Fortsatz vorbeiläuft, mit Hilfe der von diesem successiv abgehenden Kollateralen wirksam zu beeinflussen; auch lange Bahnen, die erst weit oben im verlängerten Mark endigen, können unterwegs, sofern sie mit Kollateralen

---

[1]) J. Gaule, Zahl und Verteilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Abhandl. d. mathem.-phys. Klasse d. königl. sächsischen Gesellsch. d. Wissensch., Bd. XV., 1889, p. 739.

versehen sind, zur grauen Substanz des Rückenmarkes Beziehungen eingehen.

In der Anordnung und Verlaufsrichtung der Kollateralen lassen sich, wie das schon Cajal und v. Kölliker für Hühnchen und Säuger hervorgehoben und dargelegt haben, je nach den verschiedenen Regionen des Querschnittes gewisse Besonderheiten nachweisen. Auch beim Menschen ist dies der Fall, daher eine Einzelbetrachtung der verschiedenen Kollateralenkategorien geboten ist.

Der innerste, die vordere Fissur begrenzende Abschnitt der Vorderstränge begreift bekanntlich beim Menschen zwei Bündel in sich, das „Grundbündel“ Flechsig's und die Pyramidenvorderstrangbahn. Das Grundbündel ist reichlich mit Kollateralen ausgestattet. Sie gehören zu den allerfeinsten des Markes und strahlen einzeln und zu zarten Bündeln gruppiert quer in die graue Substanz hinein. Hier schlagen sie verschiedene Wege ein. Viele verzweigen sich schon in der die medialste Abteilung des Vorderhorns einnehmenden Kommissurengruppe, andere dringen in Form von kleinen kompakteren Bündelchen tiefer in das Innere der Vorderhörner hinein und erreichen die mediale motorische Gruppe und auch etwas weiter hinten gelegene Teile.

Cajal hat gezeigt, dass sich beim Hühnchen und auch bei Säugern zahlreiche Vorderstrangkollateralen in der vorderen Kommissur kreuzen. v. Kölliker und Van Gehuchten stimmen ihm bei. Ich selbst kenne dieses Verhalten namentlich vom Hühnchen, wo es eine leicht konstatierbare Erscheinung darstellt. Nach diesen Erfahrungen hatte ich vorausgesetzt, dass sich das menschliche Rückenmark in dieser Beziehung auch nicht anders verhielte und erwartete bestimmt, auch hier solche Kollateralen in der vorderen Kommissur zu finden. Ja, es lag auch ein besonderer Grund vor, solche hier anzunehmen; nur beim Menschen bestehen Vorderstrangpyramidenbahnen und aus manchen Erfahrungen durfte man hypothetisch den Schluss ziehen, dass sowohl die Stammfasern dieser wie auch deren Kollateralen, wenn solche existieren, durch die vordere Kommissur hindurch in das Vorderhorn der entgegengesetzten Seite übergehen.

Im Besitze einer grossen Anzahl von Präparaten aus dem menschlichen Rückenmarke, an denen sich alle Faserbildungen und namentlich auch die sonstigen Kollateralen der Vorderstränge in gelungener Weise imprägniert haben, glaube ich meine Erfahrungen soweit gediehen, dass sie nunmehr einen sicheren Aus-

spruch nach dieser Seite hin gestatten. Ich kann also sagen, dass dieses Verhalten für den Menschen keine Gültigkeit hat, dass hier bestimmt keine Kollateralen weder aus dem Grundbündel, noch aus der Pyramidenbahn in die vordere Kommissur eintreten; letztere besteht hier ausschliesslich aus den sich kreuzenden Nervenfortsätzen der Kommissurenzellen. Der Nachweis dieses Unterschiedes ist ein merkwürdiges Ergebnis, das nicht so leicht erklärt werden kann.

Die Fasern der Pyramidenvorderstrangbahn zeigen der Golgi'schen Methode gegenüber eine grosse Resistenz. An den meisten Präparaten aus dem Halsteile des Rückenmarkes blieben sie ungefärbt. Nach vielen Versuchen ist es mir aber endlich doch gelungen, mit Hilfe der doppelten Methode hier eine befriedigende Färbung zu erzielen, und zwar beim 33 und 35 cm langen Fötus. Die Fasern sind ausserordentlich zart, so zart, wie sonst die Kollateralen; auch zeigen sie in ihrer Anordnung eine stark durcheinander geflochtene Beschaffenheit; dies erkennt man an Querschnitten an einem merkwürdig zierlichen optischen Phänomen, das man sonst an keinem anderen Bündel des Rückenmarkes wahrnehmen kann: sobald man nämlich die Mikrometerschraube etwas dreht und dadurch tiefer oder oberflächlicher gelegene Teile der in dem Querschnitte enthaltenen kleinen Faserfragmente in das Sehfeld einstellt, ist es, als ob in den einzelnen Bündelchen der Pyramidenvorderstrangbahn eine kreisförmige oder spiralige, im ganzen Strangquerschnitte in schönster Weise durcheinandergeschlungene Verschiebung sich vollzöge. Die Richtung der Bewegung entspricht natürlich immer der Verlaufsrichtung der Fasern in den einzelnen Bündelchen.

Mein Augenmerk war an diesen Präparaten natürlich vor allem darauf gerichtet, ob sich Kollateralen oder direkte Fasereinbiegung in die graue Substanz aus den Pyramidenvordersträngen nachweisen lassen und wohin sie gerichtet sind. Es ergab sich, dass Kollateralen hier ausserordentlich selten sind; an den meisten Präparaten gelangte nur hier und da ein Fäserchen zur Ansicht, das sich durch den charakteristischen Ursprung an einem Faserfragmente bestimmt als Kollaterale zu erkennen gab. Wenn schon die Pyramidenfasern als fein gekennzeichnet wurden, so trifft dies noch in viel grösserem Masse für ihre Kollateralen zu. Diese Fäserchen verliefen nie sagittal zur vorderen Kommissur, sondern durchsetzten immer quer den Vorderstrang, um in das gleichseitige Vorderhorn einzutreten. An einigen Präparaten

sah ich ganze Bündelchen von zarten Fasern aus den Pyramidenbahnen auftauchen, und zwar im hinteren, der vorderen Kommissur am nächsten gelegenen Abschnitte dieser Stränge, von denen nicht bestimmt entschieden werden konnte, ob sie Kollateralen entsprechen, oder teilweise oder auch ganz direkt einbiegenden Stammfasern. Auch diese Bündelchen konnten quer in das gleichnamige Vorderhorn hinein verfolgt werden, wo sie sich freilich bald dem Blicke entzogen, so dass es unbestimmt blieb, ob sie schon im Bereich der Kommissurengruppe oder weiter aussen in den motorischen Zellgruppen endigen.

Der ganz einwandfreien, eindeutigen Verwertung dieser Befunde steht die bekannte Thatsache im Wege, dass in der vorderen Pyramidenbahn zerstreut auch noch anderweitige Fasern, „kurze Bahnen", verlaufen. Es wäre ja möglich, dass diese Kollateralen und einbiegenden Bündelchen gerade diesen eingeschalteten Elementen angehören. Das ist natürlich schwer auszuschliessen, aber eine Thatsache steht fest: dass aus den Pyramidenvorderstrangbahnen in die vordere Kommissur bestimmt keine Faser übergeht und damit gewinnt die Ansicht sehr viel an Wahrscheinlichkeit, dass in den beschriebenen Fäserchen Endigungen und Kollateralen von Pyramidenfasern vorliegen, denn solche Endigungen müssen unbedingt vorhanden sein. — Das Ergebnis freilich, dass die Vorderstrangpyramidenbahnen zu dem Vorderhorn derselben Seite in Beziehung stehen, entspricht nicht dem, was man auf Grund der Erfahrungen der Physiologie und Pathologie erwarten sollte: eine Kreuzung in der vorderen Kommissur wäre in dieser Hinsicht viel willkommener. Wir wollen hierauf bald zurückkommen.

Die Einstrahlung der Kollateralen aus der lateralen Abteilung des Vorderstranges erfolgt hauptsächlich zwischen die Zellen der motorischen Gruppen. Manche Kollateralen dringen aber in tiefere Ebenen ein und endigen im Centralteil der Vorderhörner. Sehr viele davon benützen als Eintrittspforte die zellenarme Strasse, die die beiden motorischen Gruppen zwischen sich frei lassen. Das Bündel, das man hier eindringen sieht, besteht der Hauptmasse nach aus Kollateralen. — Cajal's Angabe, dass sich die Kollateralen der Vorderstränge vor den anderen durch besondere Stärke auszeichnen, stimmt, wie es scheint, nur für das Hühnchen. Beim Menschen und bei Säugern vermag ich sie auf Grund meiner Präparate ebensowenig, wie v. Kölliker, zu bestätigen. Hier werden die weitaus stärksten Kollateralen

unzweifelhaft durch die der Hinterstränge, d. h. durch die sensibeln Kollateralen dargestellt.

Die Kollateralen des vorderen, noch die Konvexität des Vorderhorns umsäumenden Abschnittes der Seitenstränge treten hauptsächlich zu den motorischen Zellen in Beziehung, und zwar auf zweifachem Wege: direkt, indem sie sich von der äusseren Seite her hineinsenken, und auf einem kleinen Umweg, indem sie zu kleinen Bündelchen gesammelt im Seitenstrang etwas nach hinten

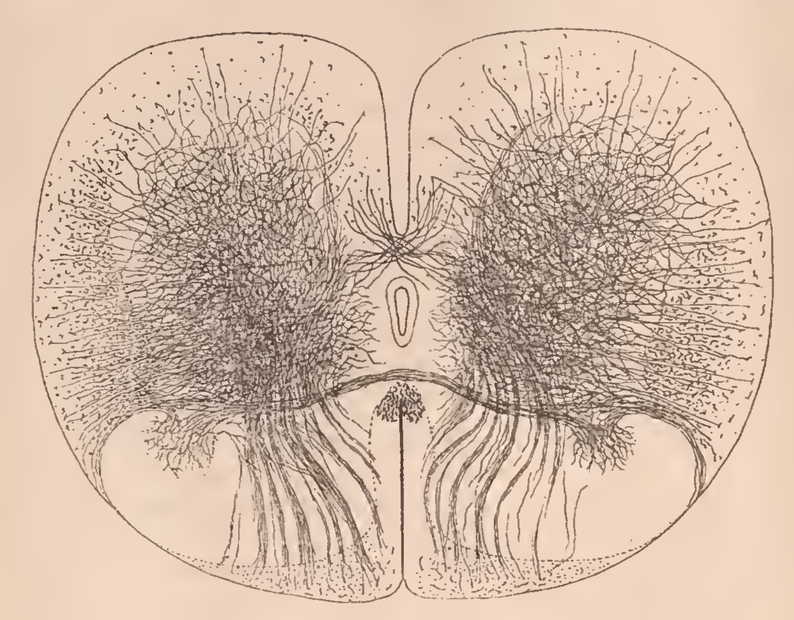


Fig. 59.

Querschnitt durch das Lendenmark eines zweitägigen Hundes. Imprägnation der Kollateralen des Vorder-Seitenstranges, der Fasern der vorderen Kommissur, der sensiblen Kollateralen und der hinteren Kommissur. Nach Van Gehuchten (La Structure des Centres nerveux, La Cellule, Tome VII, 1891, Fig. 19).

ziehen, um dann, die Vorderhörner bogenförmig umkreisend, von der hinteren Seite in sie einzudringen. Manche Äste erreichen freilich auch tiefere Zonen der grauen Substanz.

Von allen Gebieten der Vorderseitenstränge ist es die der Einsenkung zwischen Vorder- und Hinterhorn entsprechende Hauptabteilung der Seitenstränge, woraus die Kollateralen am reichlichsten in die graue Substanz

einstrahlen. Die Einstrahlungsrichtung ist verschieden. Die am meisten in die Augen springenden Bündel sind diejenigen, die in die Vorderhörner eintauchen. Oft handelt es sich dabei weniger um eine diffuse Einstrahlung, als vielmehr um geschlossene Bündelchen, die ihre Elemente (im Lumbalmark) hauptsächlich aus den den „Grundbündeln“ entsprechenden Teilen des genannten Gebietes sammeln, um in nach vorn gerichtetem Verlaufe die motorischen Gruppen der Vorderhörner zu erreichen und darin pinselförmig auseinanderzufahren, wobei sich ihre Bestandteile zwischen den Zellen zu Endbäumchen aufzweigen. Der Hauptsache nach — aber nicht ausschliesslich — stehen sie zu der lateralen Gruppe in Beziehung. *Zu diesen Vorderhornbündelchen der Seitenstrangkollateralen gesellen sich offenbar auch die Kollateralen der Pyramidenseitenstrangbahn.* Ganz positive Befunde hierüber stehen mir nicht zur Verfügung, da an den meisten meiner dem Halsmark entnommenen Präparate die seitlichen Pyramidenbahnen *unimprägniert* geblieben waren, natürlich mitsamt ihren Kollateralen, selbst wenn in den benachbarten Teilen der weissen Substanz und sogar auch in den Pyramidenvorderstrangbahnen die Reaktion reichlich eingetreten war.

Aber nicht minder reichlich strömen aus den Seitensträngen Kollateralen in die übrigen Zonen der grauen Substanz: in das Centralfeld der Vorderhörner, das Mittelgebiet der grauen Substanz und auch in das Hinterhorn, bis zum vorderen Rand der *Rolando*'schen Substanz hinein. Alle diese Fasern lassen einen ziemlich geradlinigen Verlauf erkennen, so dass sie namentlich den seitlichen Teilen der grauen Substanz ein radiär gestreiftes Aussehen verleihen.

Die Kollateralen sind es hauptsächlich — einschliesslich der sensibeln Kollateralen —, die durch ihre üppige Invasion und ihre Verzweigungen das dichte Fasergewirr der grauen Substanz hervorbringen. Dass sie daran den Hauptanteil haben, erkennt man an *Golgi*'schen Präparaten, wo sich, wie in Fig. 59, nur die von allen Seiten in die graue Substanz eindringenden Kollateralen imprägniert zeigen. Am dichtesten scheint mir der Filz in den Hinterhörnern zu sein. Gegen die centralen Teile des Querschnittes erscheint das Gewirr allmählich lockerer und hört im Umkreise des Centralkanales ganz auf. Daher tritt die centrale gelatinöse Substanz auch an *Weigert*'schen Schnitten in der Regel so scharf durch ihren Fasermangel hervor. Auch in der

eigentlichen Rolando'schen Substanz vermissen wir fast immer den Filz.

Für die Bestimmung der Endigungsweise der Längsfasern der Vorderseitenstränge stehen uns die gleichen Beobachtungen zur Verfügung, wie sie bei der Besprechung der Endigung der Hinterstrangfasern aufgeführt worden sind. Man sieht an Längsschnitten der weissen Substanz ab und zu Längsfasern, die plötzlich „ellbogenartig" in die Querrichtung einlenken, um gleich den Kollateralen in die graue Substanz einzutauchen und darin in frei auslaufende Endäste zu zerfallen. Natürlich handelt es sich hier um Fasern, die zu den „kurzen Bahnen" gehören; für die Bestandteile der aufsteigenden „langen Bahnen" dürfen wir ein ähnliches Endschicksal in den grauen Massen des verlängerten Markes und in der Kleinhirnrinde annehmen.

5. Topographische Übersicht der grauen Substanz.

Nachdem wir nun alle Elemente, die sich an der Bildung der grauen Substanz beteiligen, einzeln betrachtet haben, erübrigt noch, dass wir sie in ihrem topographischen Zusammenhange ins Auge fassen. Es wird sich dies am geeignetsten in der Weise vornehmen lassen, dass wir die einzelnen Regionen des Querschnittes auf die sie zusammensetzenden Bestandteile zurückführen.

Die Mitte des Querschnittes nimmt der Centralkanal ein; er wird durch die epithelartig angeordneten Zellkörper der Ependymzellen gebildet. Von der inneren Oberfläche jeder Zelle ragt ein Stiftchen (Ependymhärchen) in das Lumen des Kanales hinein, von dem es aber fraglich bleiben muss, ob es nicht aus einem Komplex feinerer Härchen besteht. Die den Centralkanal umgebende Schichte, die sog. „centrale gelatinöse Substanz", ist als eine Ansammlung von Gliazellen aufzufassen; sie gewinnt durch ihre besonders reich verzweigten und vor allem mit ihren Fortsätzen konzentrisch angeordneten Spinnenzellen einen besonderen Charakter. Sie erscheint radiär durchsetzt von den peripherischen Ausläufern der Ependymzellen, die aber seitlich schon innerhalb ihres Bereiches endigen. Nervöser Elemente entbehrt sie in ihren inneren Teilen ganz und auch mehr peripherisch betreten nur spärliche Zellen ihr Gebiet; diese stellen hauptsächlich Kommissurenzellen (vorn und seitlich) und Seitenstrangzellen (hinten) dar. Des Nervenfilzes entbehrt sie vollkommen.

Die vordere Kommissur umfasst als wesentlichste Elemente die sich in reicher Fülle kreuzenden markhaltigen Nervenfortsätze der Kommissurenzellen. Einen zweiten Bestandteil besitzt sie bei Säugern und Vögeln in den sich in ähnlicher Weise kreuzenden Vorderstrangkollateralen, die aber beim Menschen fehlen. Bei den meisten Säugern ragen auch vielfach die Dendriten der am medialsten gelegenen motorischen Zellen und Kommissurenzellen in die vordere Kommissur hinein (Cajal's protoplasmatische Kommissur); im menschlichen Marke ist das seltener der Fall, dafür aber lagern sich hier hin und wieder einzelne Kommissurenzellen in die Kommissur selbst hinein. Als Grundlage der vorderen Kommissur erkennen wir das Stützgewebe, das hier teils durch besonders stark verästelte, ihre büschelartigen Äste in grosser Zahl durch die Kommissur hindurchstreckende Astrocyten (Astrocytenkommissur) vertreten ist, teils durch die vom Centralkanal zur vorderen Fissur hinziehenden Ependymfasern, die sich in meridianartiger Anordnung zur Bildung des vorderen Ependymkeiles zusammenneigen.

Das Vorderhorn weist zunächst zwei ansehnliche, aus grossen Elementen bestehende Zellennester auf: medial die schwächere Kommissurengruppe, lateral die namentlich in den Intumescenzen sehr massige, zumeist in zwei Abteilungen, eine medial-vordere und eine lateral-hintere zerklüftete motorische Gruppe. Die Kommissurengruppe begreift von Nervenkörpern ausschliesslich Kommissurenzellen in sich, d. h. Zellen, deren Fortsätze auf die andere Seite hinübertreten. Aus dem Vorderstrang, namentlich aus dessen medialem, fissuralem Abschnitt gelangen zahlreiche Kollateralen zwischen ihre Zellen und von der lateralen Seite sehen wir auch manche Seitenzweigchen aus den Fortsätzen der Vorderstrangzellen in sie eindringen. Ein Eintreten sensibler Kollateralen in diese Kerne konnte nicht bestimmt beobachtet werden. Die motorischen Gruppen bestehen aus den Ursprungszellen der vorderen Wurzeln und aus einem dichten Nervenfilz, woran sich einerseits die motorischen Zellen selbst durch ihre fein verzweigten Dendriten und die unscheinbaren Kollateraläste ihres Nervenfortsatzes, andererseits aber zahlreiche Nervenfibrillen beteiligen, die nach diesen geradezu als Central- oder Knotenpunkte der grauen Substanz erscheinenden Kernen von allen Seiten her hinströmen, um darin in freie Endbäumchen auszulaufen. Von vorne strahlen ein: Kollateralen der Vorder-Seitenstränge und einbiegende Längsfasern selbst; von der

medialen Seite: Kollateralen und einbiegende Stammfasern aus der medialen, der vorderen Fissur zugekehrten Abteilung der Vorderstränge inkl. der Pyramidenvorderstrangbahn, Kollateraläste der an den motorischen Kernen medial vorbeiziehenden Fortsätze der Vorderstrangzellen; von aussen und aussen-hinten: Kollateralen und Stammfasern der Seitenstränge inkl. Pyramidenseitenstrangbahn; von hinten: die aus der medialen Portion der Hinterwurzeln entspringenden Collaterales postero-anteriores oder Reflex-Kollateralen (Kölliker). Alle diese Fibrillen fasern sich in den Kernen in reichlichster Weise auf und verflechten sich untereinander und mit den Dendriten zu einem dichten, teilweise markhaltigen Gewirr, das noch verwickelter wird durch Hinzutritt eines sich damit innig durchflechtenden Neurogliafilzes, aus den Verästelungen der Deiters'schen Zellen, teils vom kurzstrahligen teils vom langstrahligen Typus, hervorgehend. Erwähnung verdienen noch die lateralen Dendriten der Kommissurenzellen, die von der Kommissurengruppe her in die motorischen Kerne eindringen. Eine weitere Komplikation erwächst den Vorderhörnern durch eine Anzahl von Fasergebilden, die die Kerne nur einfach durchziehen, wie die Anfangsstücke der in ihnen entspringenden motorischen Wurzelfasern und die sie radiär durchsetzenden Fortsätze der Vorderseitenstrangzellen; dazu kommt schliesslich das sie reichlich durchspinnende Kapillarnetz.

Der hinter den motorischen Gruppen befindliche, von diesen und der Kommissurengruppe gleichsam umfasste Abschnitt der Vorderhörner wurde im Laufe dieser Arbeit als „Mittelfeld der Vorderhörner" bezeichnet. Dieses Gebiet beherbergt in zerstreuter Anordnung Strangzellen der Vorderstränge und der vordersten Abteilung der Seitenstränge, in seinen medialen Teilen wohl auch Kommissurenzellen. Dieselben Zellgattungen finden sich auch in dem je nach der Region des Rückenmarkes bald schmäleren bald breiteren Zwischenraum, der die Kommissurengruppe von den motorischen Gruppen trennt.

Das ausgedehnte Feld zwischen der Wurzel der Vorderhörner und dem frei hervorstehenden Abschnitt der Hinterhörner stellt die „Mittelzone der grauen Substanz" dar. Sie weist zahlreiche Nervenkörper auf, die hier als „Mittelzellen" eine etwas gedrängtere Anordnung erkennen lassen. Die Mehrzahl davon wird durch Seitenstrangzellen gebildet, spärlicher sind die Vorderstrangzellen und die Kommissurenzellen, welch letztere nur der medialen und vorderen Hälfte dieses Feldes angehören. Ansehn-

liche Kollateralenbündel dringen in dieses Gebiet aus dem Seitenstrang ein, von hinten empfängt es eine üppige Einstrahlung sensibler Kollateralen, teils solcher, die sich schon darin in ihre Endbäumchen auflösen, teils solcher, die es bloss zum Durchtritt auf dem Wege nach den Vorderhörnern benützen. Im Dorsolumbalteil erscheint die Mittelzone quer durchsetzt von den Flechsig'schen horizontalen Kleinhirnbündeln, d. h. den Nervenfortsätzen der Zellen der Clarke'schen Säulen.

Das Seitenhorn enthält als Hauptbestandteil Seitenstrangzellen, daneben auch noch sporadische Zellen, deren Fortsätze nach dem Vorderstrang hin ziehen. Alle diese Zellen erscheinen von zahlreichen Seitenstrangkollateralen umrankt.

In den Clarke'schen Säulen finden wir multipolare Elemente, deren Fortsatz nach winkeliger Biegung in den Seitenstrang einmündet, also: Zellen der Seitenstränge. Ihren zweiten Bestandteil bildet ein Komplex sensibler Kollateralen aus der mittleren Zone des Burdach'schen Stranges, die sich darin in komplizierter Weise verästeln. Selbstverständlich kommen noch Stützzellen und Blutgefässe hinzu.

Die Hinterhörner zerfallen mit Rücksicht auf ihren inneren Bau von vorn nach hinten gerechnet in folgende Abschnitte: Basis, Cervix (Clarke), Centrum cornu posterioris, Substantia gelatinosa Rolandi, Zonalschicht. Sie stellen einen Sammelpunkt verschiedenster Zellformen und Zellkategorien dar. Die überwiegende Mehrzahl davon, fast alle sog. „solitären Hinterhornzellen" repräsentieren Seitenstrangzellen, die ihre Ausläufer in die Grenzschicht der grauen Substanz eintreten lassen.

Im medialen und mittleren Bezirk der Hinterhornbasis ist der Sitz der Golgi'schen Zellform, d. h. der Zellen mit kurzem, stark verästeltem Fortsatz; manche davon bilden aber einen fast unmerklichen Übergang zu den Zellen der Hinterstränge, indem einer ihrer Teilungsäste in die Burdach'schen Stränge eintritt. Typische Exemplare von Hinterstrangzellen kommen hauptsächlich im Grenzgebiet zwischen dem eigentlichen Hinterhorn und der Rolando'schen Substanz, im medialen Teil des Hinterhorns zur Beobachtung; ihr Fortsatz taucht in die „Einstrahlungszone" des Burdach'schen Stranges ein. Das ganze Hinterhorn erscheint kreuz und quer durchflochten durch Kollateralen. Sie entstammen zum Teile der Grenzschicht der grauen Substanz, zum Teile, und zwar zahlreicher, dem ganzen Gebiet des Hinterstranges mit Ausnahme der Goll'schen Stränge; diese stellen die sensibeln Kollateralen,

die Derivate der hinteren Wurzel dar. Ein Teil davon dringt in das Hinterhorn direkt von hinten ein, nach Durchsetzung der Rolando'schen Substanz, ein anderer Teil betritt es von der medialen Seite her, aus den eigentlichen Burdach'schen Strängen. Die reichliche Verzweigung der sensibeln Kollateralen veranlasst in den Hinterhörnern, unter Beteiligung der Dendriten der daselbst gelegenen Nervenzellen sowie der Seitenstrangkollateralen, die Bildung eines dichten sensibeln Filzes. Am kompliziertesten erscheint dieser in der Konkavität der Rolando'schen Substanz, in dem Teil, den Waldeyer Kern der Hinterhörner genannt hat, den wir als Centrum cornu posterioris aufgeführt haben. Hier findet sich noch, an der vorderen Grenze der Rolando'schen Substanz, eine besondere Gattung von Seitenstrangzellen: etwas grössere Elemente, die mit ihren vorwiegend nach hinten entwickelten Dendriten in diese Substanz hineinragen.

Die Rolando'sche Substanz verdankt ihre besondere Eigenart einerseits dem Umstande, dass sie des markhaltigen Geflechtes, das sich über die anderen Teile der grauen Substanz ausbreitet, entbehrt, andererseits aber ihrer merkwürdigen Entwickelungsweise, indem die Nervenzellen, aus denen sie embryonal besteht, wahrscheinlich zum Teile eine regressive Umwandlung erfahren und sich zu einer homogenen Masse gestalten. Auch ein feines markhaltiges, seiner Bedeutung nach noch nicht ganz aufgeklärtes Fasergeflecht, sowie eine Anzahl von auffallend kleinen Nervenzellen finden sich in ihr, welch letztere ihre stets in der Einzahl vorhandenen Nervenfortsätze immer nach hinten, teils in die Marginalzone der Rolando-schen Substanz, teils vielleicht auch in die Lissauer'sche Randzone senden, wo sie die Längsrichtung einschlagen. Von der vorderen Seite her senken die unmittelbar vor der Substanz gelegenen Nervenzellen ihre Dendriten tief in sie ein. Zahlreiche Nervenfasern durchsetzen sie in meridionaler, arkadenförmiger Anordnung in der Richtung von hinten nach vorn. Sie entsprechen in erster Reihe den Kollateralen der hinteren Wurzelfasern; manche davon finden schon im vordersten Gebiet der Rolando'schen Substanz durch Aufzweigung ihr Ende. Daneben dürften auch die zu ihrer Endigung in die graue Substanz eindringenden direkten Fortsetzungen der sensibeln Teilungsäste, ja beim Menschen auch manche noch ungeteilten sensiblen Fasern vertreten sein. An vielen sensibeln Fasern, namentlich im menschlichen Rückenmarke, geht die Cajal'sche Bifurkation erst in der Rolando'schen Substanz vor sich. Als letzter Bestandteil erscheinen die sie in der Richtung nach vorn

durchmessenden Nervenfortsätze der in der Marginalzone befindlichen Nervenzellen.

In der die Rolando'sche Substanz an der hinteren Seite umsäumenden Zonalschicht oder Marginalzone gewahren wir einerseits spärliche quergelagerte, spindelförmige oder mehr eckige, pyramidenförmige mittelgrosse Zellen, deren Nervenfortsätze durch die Substanz hindurch in die Grenzschicht der grauen Substanz einlenken (Seitenstrangzellen), andererseits eine Anzahl tangential verlaufender Nervenfasern, die verschiedenen Ursprunges sind, indem sie teils Nervenfortsätze der soeben geschilderten Cellulae limitantes sowie der Zellen der Rolando'schen Substanz, teils sensible Stammfasern und Kollateralen darstellen.

Die hintere Kommissur des Menschen besteht aus sensibeln Kollateralen, die sich aus der vorderen Abteilung des Burdach'schen Stranges ablösen, um nach bogenförmiger Überschreitung der Mittellinie im Hinterhorn der anderen Seite, vor der medialen Hälfte der Rolando'schen Substanz, mit freien Arborisationen zu endigen. Jenseits der Mittellinie schliessen sich ihnen ungekreuzte Kollateralen aus dem ventralen Feld der Burdach'schen Stränge an. Ab und zu kreuzen sich auch einige Dendriten der Hinterhornzellen in der Mittellinie.

6. Die weisse Substanz des Rückenmarkes.

Die Rückenmarksstränge setzen sich aus dreierlei Fasergattungen zusammen:

1. Aus Fasern, die die Fortsetzungen der hinteren Wurzeln darstellen und von den Spinalganglien her in das Rückenmark eindringen.

2. Aus Fasern, die vom Gehirn herkommen als absteigende Fortsätze darin befindlicher Nervenzellen.

3. Aus Fasern, die als Nervenfortsätze aus den in die graue Substanz des Rückenmarkes eingebetteten „Strangzellen“ und „Kommissurenzellen“ hervorgehen und die wieder verschiedene Verlaufsverhältnisse zeigen, bald schon im Rückenmarke selbst endigen, bald in das Gebiet des verlängerten Markes emporziehen, daher ihr Komplex in eine Anzahl besonderer Systeme zerfällt, die sich teilweise durch ungleichzeitiges Auftreten der Markscheiden als solche kennzeichnen (Flechsig). Auch die beiden erstgenannten Faserkategorien gruppieren sich zu mehreren solchen Systemen.

Für den Nachweis und die genauere Abgrenzung derartiger

Systeme haben uns die Golgi'schen Bilder keine neuen Anhaltspunkte geliefert. Hier beherrscht einerseits die pathologische Forschung durch das Studium der sekundären Degenerationen, andererseits die von Flechsig eingeführte Richtung das Feld; von ihnen dürfen wir auch in der Folge das, was uns hier noch an Aufklärungen bevorsteht, hauptsächlich erwarten. Allein, wenn auch die Zahl der „Systeme" durch die neuen Aufschlüsse nicht vermehrt werden konnte, so ist es uns durch die Kenntnis derselben doch möglich geworden, uns über deren Beziehungen zur grauen Substanz in mancher Hinsicht genauere Vorstellungen zu bilden.

Beginnen wir mit der Pyramidenbahn. Sie nimmt, wie man weiss, beim Menschen mit ihrer ungekreuzten Fortsetzung den Vorderstrang, mit dem gekreuzten Hauptteil den Seitenstrang in Anspruch. Wir begegnen dem auf den ersten Blick sehr auffallenden Verhalten, dass in Bezug auf die Anordnung der Pyramidenfasern der Mensch gegenüber den anderen Säugetieren eine Sonderstellung einnimmt. Der Verlauf der Pyramidenbahn ist der Erforschung ausserordentlich leicht zugänglich durch den Umstand, dass ihre Elemente überall, wo eine Pyramidenbahn vorhanden ist, beim Menschen (Flechsig) wie bei Carnivoren und Nagern (Lenhossék[1]), v. Bechterew[2])) sich durch späte Entwickelung der Markscheiden auszeichnen; zu einer Periode, wo sonst schon alles im Marke mit Myelinscheiden versehen ist, entbehren sie solcher noch und treten daher an Weigert'schen Schnitten ausserordentlich scharf aus dem Querschnitte hervor. Es stellte sich nun heraus, dass, ausser dem Menschen, bei keinem der bis jetzt daraufhin untersuchten Säuger eine Pyramidenvorderstrangbahn besteht; bei Hund, Katze und auch bei Kaninchen und Hase läuft die Pyramidenbahn im Seitenstrang, bei Meerschweinchen, Maus, Ratte in der vorderen Abteilung des Hinterstranges (Spitzka[3]), Lenhossék, v. Bechterew). Das vordere, ungekreuzte Pyramidenbündel scheint also ein Prärogativ des Menschen zu sein; es ist möglich, dass davon eine Andeutung

---

[1]) M. v. Lenhossék, Über die Pyramidenbahnen im Rückenmarke einiger Säugetiere. Anat. Anz., Jahrg. IV, 1889, p. 208.

[2]) W. Bechterew, Über die verschiedenen Lagen und Dimensionen der Pyramidenbahnen beim Menschen und den Tieren etc. Neurolog. Centralbl., Jahrg. IX, 1890, p. 738. — Ferner: Nachtrag zu der Arbeit: „Über die verschiedenen Lagen etc." Daselbst, Jahrg. X, 1891, p. 107.

[3]) E. C. Spitzka, The comparative Anatomy of the Pyramidal Tract. Journal of Comparative Medicine and Surgery, 1886.

schon bei den anthropoiden Affen vorhanden ist, doch liegen darüber noch keine Erfahrungen vor.

Ist dieser Unterschied nun wirklich ein wesentlicher, kann man wirklich sagen, dass beim Menschen eine Semidekussation, bei den anderen Säugern eine totale Pyramidenkreuzung besteht? Es würde damit ein nicht unbedeutsamer physiologischer Unterschied zwischen Mensch und anderen Säugern statuiert. Da nun eine solche funktionelle Differenz von vornherein unwahrscheinlich ist, da die Erfahrungen der Physiologie dafür keine Parallele bieten, so liegt der Gedanke nahe, dass der Unterschied sich nur auf die gröbere Anordnung der Fasern bezieht und dass in Bezug auf das feinste Verhalten, auf das Endschicksal der einzelnen Pyramidenelemente doch eine Gemeinsamkeit der Organisation besteht. Diese Voraussetzung fand in jener, in der I. Auflage dieses Buches ausgesprochenen Vermutung ihren Ausdruck, dass „die Semidekussation im menschlichen Marke nur eine scheinbare sei, indem auch die Bestandteile der Vorderstrangpyramidenbahnen allmählich einer Kreuzung in der vorderen Kommissur unterlägen.“ Hierfür glaubte ich den Umstand geltend machen zu dürfen, dass „nach einseitiger Zerstörung der Pyramidenbahn im Bereich des Gehirns die Lähmungserscheinungen sich immer auf eine Seite, und zwar die gekreuzte, beschränken.“ Diese Angabe ist freilich auf Grund neuerer Erfahrungen dahin zu berichtigen. dass dies allerdings in den meisten Fällen der Fall ist, aber nicht immer. Bei Verletzungen des Lobus paracentralis können nämlich beim Menschen beide Extremitäten die Erscheinungen der Lähmung darbieten.[1])

Diese Vermutung hat sich aber durch die neuesten Resultate, die ich erzielte, als unzutreffend erwiesen. Wie schon p. 378 mitgeteilt, gelang es mir unlängst, die Elemente der vorderen Pyramidenbahn im Rückenmarke menschlicher Föten mit der Golgischen Methode in klarster Weise darzustellen, und ich konnte dabei konstatieren, dass einerseits aus dem Bündel in die vordere Kommissur bestimmt keine Faser eintritt, andererseits sich aber direkt Faserbündelchen nachweisen lassen, die aus der Pyramidenvorderstrangbahn in das gleichseitige Vorderhorn eindringen und die bestimmt zum Teile Kollateralen, zum Teile direkt einbiegenden Stammfasern entsprechen. Es kann demnach keinem

[1]) Vergl. W. v. Leube, Spezielle Diagnose der inneren Krankheiten, Bd. II, 1893, p. 194. Über frühere hierhergehörige pathologische Beobachtungen (Westphal, Déjérine, Brissaud, Pitres, Dignat) vergl. P. Marie, Leçons sur les maladies de la moëlle. Paris 1892, p. 25.

Zweifel unterliegen, dass die Pyramidenvorderstrangbahn des Menschen auf das Vorderhorn der gleichen Seite einzuwirken bestimmt ist.

Wie liegt nun aber die Sache bei den Säugern, die nur eine gekreuzte Pyramidenbahn besitzen? Es wäre ja denkbar, dass wenigstens nach der physiologischen Seite hin ein Parallelismus mit den beim Menschen nachgewiesenen Verhältnissen dadurch erzielt wird, dass ein Teil der Kollateralen und Stammfasern der seitlichen Pyramidenbahn durch die vordere Kommissur hindurch in das Vorderhorn der entgegengesetzten Seite gelangt. Diese Annahme wird aber ausgeschlossen durch die direkte Beobachtung: die vordere Kommissur der Säugetiere besteht ausschliesslich aus den sich kreuzenden Nervenfortsätzen der Kommissurenzellen und aus Kollateralen der Vorderstränge, nicht aber aus solchen der seitlichen Pyramidenbahnen. Überdies wäre hiermit nur ein funktioneller Anschluss an die Verhältnisse des menschlichen Rückenmarkes hergestellt, nicht aber ein anatomischer; es bliebe noch immer die merkwürdige Thatsache unerklärt, dass beim Menschen die Pyramidenfasern alle stets auf der Seite ihrer Endigung laufen, beim Säuger aber bei einem Teil davon nur die Kollateralen oder die Endstücke der Fasern von der contralateralen Seite in die Markhälfte der Endigung hinübertreten.

Hier nun bringen die neuesten experimentellen Erfahrungen die gewünschte Aufklärung. Wird bei einem Hunde oder einem Affen die motorische Gegend der Hirnrinde zerstört, so stellt sich bald in den im Rückenmarke absteigenden Pyramidenbahnen eine sekundäre Entartung ein. Es hat sich nun aus den übereinstimmenden Befunden vieler Forscher mit absoluter Sicherheit die Thatsache ergeben, dass nicht nur die Pyramidenseitenstrangbahn der gekreuzten Seite einer totalen Degeneration anheimfällt, sondern dass auch diejenige der gleichen Seite einen ansehnlichen Faserausfall aufweist. Franck und Pitres[1]) waren wohl die ersten, die diese Thatsache konstatierten, seitdem sind zahlreiche Bestätigungen dafür bekannt geworden (Moeli[2]), Löwenthal[3]),

[1]) Fr. Franck et Pitres, Des dégénerations secondaires de la moëlle épinière consécutives à l'ablation du gyrus sigmoide chez le chien. Gazette médicale de Paris 1880, p. 152.

[2]) C. Moeli, Über sekundäre Degeneration. Archiv f. Psychiatrie und Nervenkrankh., Bd. XIV, 1883, p. 173.

[3]) N. Löwenthal, Über den Unterschied zwischen der sekundären Degeneration des Seitenstrangs nach Hirn- und Rückenmarksverletzungen.

Langley und Sherrington[1]), Marchi und Algeri[2]), Sandmeyer[3]), Mellus[4]). Sherrington[5])). Die Versuche von Mellus und Sherrington sind an Affen angestellt worden, diejenigen aller übrigen Forscher an Hunden. Zur Erklärung dieser Erscheinungen hatte man nun von einer Seite eine „Rückkreuzung" der schon gekreuzten Pyramidenbestandteile im Rückenmark, von der anderen Seite die Existenz einer intercerebralen Kommissur zwischen den beiden Pyramidenbahnen angenommen. Aber beide Erklärungsversuche ergaben sich als unrichtig, erst Sherrington hat in allerletzter Zeit (1894) den richtigen Sachverhalt durch direkte Beobachtung am Affenrückenmarke aufgeklärt. Er besteht darin, dass auch im Rückenmarke derjenigen Säugetiere, wo nur seitliche, d. h. „gekreuzte" Pyramidenbahnen bestehen, die Kreuzung keine totale, sondern eine partielle ist, indem ungefähr ein Viertel der Fasern in der Höhe der Pyramidenkreuzung in den gleichseitigen Seitenstrang eintritt, um darin, mit den gekreuzten untermischt, kaudalwärts zu verlaufen.

Nun erst fällt ein Licht auf den Zusammenhang der Erscheinungen. Die Semidekussation der Pyramidenbündel und damit die Möglichkeit der Einwirkung der motorischen Rindensphäre auf beide Körperhälften scheint eine durchgreifende Regel zu sein, aber während bei den Carnivoren alle Fasern, die gekreuzten wie die ungekreuzten, im Seitenstrang untergebracht werden können, schliessen sich beim Menschen die (vom Lobulus paracentralis entspringenden) ungekreuzten nicht an die gekreuzten an, sondern ziehen für sich allein als Pyramidenvorderstrangbahn in der direkten Fortsetzung ihres cerebralen Verlaufes herunter. Den

---

Pflüger's Archiv, Bd. 31, 1883, p. 350. — Derselbe: Des dégénerations secondaires de la moëlle épinière, Dissertation, Genf 1885.

1) J. N. Langley und C. S. Sherrington, Secondary degeneration of nerve tracts following removal of the cortex of the cerebrum in the dog. Journal of Physiology, Vol. V, 1884, p. 49.

2) V. Marchi und G. Algeri, Sulle degenerazioni discendenti consecutive a lesioni sperimentali in diverse zone della corteccia cerebrale. Rivista sperim, di Freniatr. 1887, p. 208.

3) W. Sandmeyer, Sekundäre Degeneration nach Exstirpation motorischer Centra. Zeitschr. f. Biologie, Bd. XXVIII, 1893, p. 177.

4) L. Mellus, Preliminary note on bilateral degeneration in the spinal cord of monkeys (Macacus sinicus) following unilateral lesion of the cortex cerebri. Proceed. of the Royal Society, 1894, 23. May.

5) C. S. Sherrington, Note on experimental degeneration of the Pyramidal tract. Lancet 1894.

Grund hierfür könnte man in der überaus starken quantitativen Entwickelung der Pyramidenelemente, speziell der ungekreuzten, erblicken. Denn nirgends sind die Pyramiden so stark, wie beim Menschen. Sie erscheinen überhaupt in der aufsteigenden Reihe der Säuger eine Zunahme zu erfahren. Dies beweist folgende Reihe, worin ich ihren Anteil am Rückenmarksquerschnitt aus der gleichen Höhe des Rückenmarkes von einigen Säugern in Prozenten zum Ausdrucke gebracht habe:

Maus	=	1,14 %
Meerschweinchen	=	3,0 %
Kaninchen	=	5,3 %
Katze	=	7,76 %
Mensch	=	11,87 %

Offenbar findet der so ansehnlich entwickelte ungekreuzte Anteil im Seitenstrang nicht mehr Platz und bleibt daher in dem Vorderstrang. Dieses sich phylogenetisch entwickelnde Verhalten ist beim Menschen noch nicht endgültig fixiert; dies ergiebt sich aus der von Flechsig[1]) ausführlich beleuchteten Variabilität in der Verteilung der Elemente der Pyramiden auf Vorder- und Seitenstrang, die in ihrer extremsten Form sich darin äussern kann, dass Pyramidenvorderstrangbahnen ganz fehlen (ungefähr 15 % der Fälle), in welchem Falle man annehmen muss, dass die Fasern, die sonst diese Bahnen bilden würden, nicht der gekreuzten, sondern der gleichseitigen Pyramidenseitenstrangbahn zugeteilt sind.

Die Fasern der Pyramidenbahnen stellen die absteigenden Nervenfortsätze bestimmter, in den psycho-motorischen Rindenbezirken des Grosshirns (Centralwindungen) befindlicher Nervenzellen dar. Sie endigen offenbar in der Weise, dass sie successiv in verschiedenen Höhen des Rückenmarkes in die Vorderhörner einbiegen. Schon der Umstand, dass man an allen Längsfasern des Rückenmarkes Kollateralen wahrnimmt, berechtigt zu der Annahme, dass auch die Pyramidenfasern mit solchen versehen seien, die sich in Betreff ihrer Endigung offenbar in ähnlicher Weise verhalten, wie ihre Stammfasern. An den Fasern der Pyramidenvorderstrangbahnen ist es mir, wie schon erwähnt, gelungen, mit Bestimmtheit Kollateralen nachzuweisen. Bezüglich der Pyramidenseitenstrangbahnen gewährt einen positiven Halt dafür

[1]) P. Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Leipzig 1878, p. 270 ff.

die zuerst von Kölliker gemachte Beobachtung, dass man in allen Höhen des Rückenmarkes aus dem Seitenstrang und hauptsächlich aus dessen mittleren Teilen zahlreiche Kollateralenbündel in die Vorderhörner eindringen sieht. Darunter mögen auch Pyramidenkollateralen vertreten sein. Hier ist auch Fürstner's Beobachtung anzuführen, wonach bei Degeneration der Pyramidenbahnen das entsprechende Vorderhorn an markhaltigen Fasern ärmer erscheint. Die Kollateralen und einbiegenden Stammfasern der Vorderstrangpyramiden treten, wie ich das nachweisen konnte, in das Vorderhorn derselben Seite ein. Die eigentliche Endigung der Pyramidenfasern erfolgt in der Weise, dass sie mit ihren Endbäumchen und Kollateralen die motorischen Vorderhornzellen der gekreuzten und teilweise auch derselben Rückenmarkshälfte umspinnen und dadurch auf sie die von der Hirnrinde ausgehenden Erregungen übertragen, die einerseits in bewussten motorischen Impulsen, andererseits in gewissen hemmenden und bahnenden Einflüssen auf die Reflexcentren des Rückenmarkes bestehen. Die motorische Hauptinnervationsbahn („Willensbahn") umfasst demnach zwei Nerveneinheiten: die Pyramidenzelle mit ihrem Nervenfortsatz (cortico-spinales motorisches Neuron) und die motorische Rückenmarkszelle mit ihrem an die Muskulatur als peripherische Faser herantretenden Ausläufer (spino-muskulares motorisches Neuron). Eine Unterbrechung der Leitung in dem corticospinalen Neuron durch Zerstörung, sekundäre Degenerationen, Agenesieen, hat, entsprechend der oben gekennzeichneten doppelten Wirkungsweise desselben, einerseits Lähmungserscheinungen (cerebro-spinale spastische Lähmung) zur Folge, andererseits durch Ausfall des kortikalen hemmenden Einflusses (Westphal, Erb, Meynert, Jendrássik, v. Leube, Sternberg u. a.), Steigerung der spinalen Sehnenreflexe. Auch bei den primären Erkrankungen der Pyramidenbahnen (amyotrophische Lateralsklerose) ist diese Reflexsteigerung nachweisbar, so lange die Vorderhornzellen nicht allzusehr verändert sind. Wenn hingegen die Vorderhornzelle von der Erkrankung ergriffen ist (Poliomyelitis anterior, spinale progressive Muskelatrophie), so tritt eine Degeneration des peripherischen motorischen Axons und eine Atrophie der von ihm innervierten Muskelfaser ein, gerade so, als ob der peripherische Nerv selbst in seiner Kontinuität unterbrochen wäre; die Reflexerregbarkeit erscheint natürlich aufgehoben. In vielen Fällen erscheinen bekanntlich beide motorische Neuren gleichzeitig betroffen (amyo-

trophische Lateralsklerose); hier ist es noch unentschieden, ob es sich um das Übergreifen der Erkrankung von dem einen Neuron auf das andere (Charcot, Leyden), oder um eine gleichzeitige primäre Affektion beider Neuren (Kahler, Möbius) handelt. Letztere Auffassung fand neuerdings wieder in Goldscheider[1]) einen Vertreter; nach der Ansicht Goldscheider's liegt in solchen Fällen eine gleichzeitige primäre Erkrankung der Neurocyten beider Einheiten: der motorischen Rindenzelle und der Vorderhornzelle vor. Aber während sich die Erkrankung der Vorderhornzelle in ausgesprochenen degenerativen Veränderungen äussert, erscheint die kortikale Zelle nur so weit ergriffen, dass sie zunächst nur in ihrer trophischen Kraft geschädigt wird. Der Ausfall dieser Funktion wird sich zuerst an dem cytodistalsten Teil der corticospinalen Nerveneinheit, der sich, entsprechend dem auf p. 114 Gesagten, unter den ungünstigsten Ernährungsbedingungen befindet, geltend machen: an dem spinalen Anteil der Pyramidenbahn; so sehen wir, dass die Degeneration dieser Bahn meistens schon in der Höhe der Medulla oblongata oder Brücke aufhört.

Die Hinterstränge setzen sich ohne Zweifel der Hauptsache nach aus den Fortsetzungen der hinteren Wurzeln zusammen. Nur einen geringen Zuwachs erfahren sie durch Fasern, die als die Nervenfortsätze von Hinterhornzellen ihr Gebiet betreten, um darin die Längsrichtung einzuschlagen. Die Existenz eines solchen Bestandteiles in den Hintersträngen des menschlichen Rückenmarkes ist durch die auf p. 354 niedergelegten Beobachtungen gesichert[2]), indess sind diese Fasern gewiss sehr spärlich und wir dürfen die Hinterstränge trotz des Nachweises solcher in der Hauptsache als Derivate der hinteren Wurzeln kennzeichnen. In welcher Gegend der Hinterstränge hat man aber diese „endogenen“ Fasern zu suchen? Die verbreitetste Ansicht ist die, dass sie jederseits ein Bündelchen unmittelbar hinter der hinteren Kommissur, in der vordersten Abteilung der Hinterstränge (P. Marie's[3]) Zone cornu-commissurale,

---

[1]) A. Goldscheider, Zur allgemeinen Pathologie des Nervensystems, II. Über Neuron-Erkrankungen. Berliner klin. Wochenschrift, Jahrg. XXXI. 1894, p. 444.

[2]) Leyden's Ausspruch, dass „die Hinterstränge überhaupt keine eigenen Fasern enthalten, sondern nur solche, welche sie aus den hinteren Wurzeln beziehen“ (E. Leyden, Die neuesten Untersuchungen über die pathologische Anatomie und Physiologie der Tabes. Zeitschr. f. klinische Medizin, Bd. 25. 1894, p. 182) ist in dem Sinne zu berichtigen.

[3]) P. Marie, Leçons sur les maladies de la moëlle. Paris 1892, p. 53.

Edinger's[1]) ventrales Hinterstrangfeld) in Anspruch nehmen. Diese Annahme gründet sich einerseits auf die Beobachtung (Singer und Münzer, Barbacci u. a.), dass dieses ventrale Bündelchen bei der sekundären aufsteigenden Degeneration der Hinterstränge von der Entartung oft bis zuletzt frei bleibt, andererseits auf die wohl von Strümpell zuerst betonte, neuerdings wieder von Marie (a. a. O. p. 355) Redlich[2]) und Sottas[3]) bestätigte Erfahrung, dass jenes Bündel manchmal selbst in den vorgeschrittensten Stadien der Tabes, bei sonst vollkommen entarteten Hintersträngen, intakt befunden wird. Meine eigenen Erfahrungen sind dieser Auffassung nicht günstig. Am entscheidensten in dieser Beziehung ist von den von mir beobachteten Thatsachen das Faktum, dass von allen Hinterstrangzellen, die ich gesehen habe, bei keiner einzigen der Fortsatz in dieses Gebiet eintrat, sondern bei allen stets nur in weiter hinten gelegene Teile der Hinterstränge; man müsste sich hier schon mit der Annahme einer nachträglichen Verschiebung der fraglichen Elemente behelfen. Es scheint mir vielmehr, dass die ventralsten, sich an die hintere graue Kommissur anschmiegenden Hinterstrangteile zu den Goll-schen Strängen im Verhältnis einer gewissen systematischen Zusammengehörigkeit stehen. Ich besitze eine Anzahl von Präparaten von 30—40 cm langen Föten, wo sich in den Hintersträngen hauptsächlich nur die Goll'schen Stränge imprägniert haben; an solchen Präparaten finde ich nun oft, dass sich das Gebiet der imprägnierten Fasern an der vorderen Spitze der Goll'schen Stränge ohne irgendwelche Grenze noch in ein schmales, sichelförmiges Bündelchen fortsetzt, das sich der Konkavität der hinteren Kommissur anschmiegt und seitlich entweder schon an der Wurzel der Hinterstränge aufhört, oder, falls auch in der Einstrahlungszone eine Imprägnation eingetreten war, durch eine schmale Brücke spärlicher geschwärzter Faserquerschnitte mit dem Gebiete dieser Zone zusammenhängt. Diese Beschreibung bezieht sich auf den Cervikalteil; im Lendenabschnitt hatte sich das gleiche Faserbündel ebenfalls

---

1) L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. Vierte umgearbeitete Auflage. Leipzig 1893, p. 156.

2) E. Redlich, Die hinteren Wurzeln des Rückenmarkes und die pathologische Anatomie der Tabes dorsalis. Arbeiten aus Obersteiner's Institut, Leipzig und Wien 1892, p. 14.

3) J. Sottas, Contribution à l'étude des dégénerescences de la moëlle, consécutives aux lésions des racines postérieures. Revue de Médecine, T. XIII, 1893, p. 290.

öfters geschwärzt: hier erschien es viel ansehnlicher als im Halsteil und stand mit der Einstrahlungszone in viel breiterer Verbindung. Ich habe mehr den Eindruck gewonnen, als würde dieses Fasersystem einen Übergangsteil zwischen Einstrahlungszone und Goll'schen Strängen darstellen, doch möchte ich diese Auffassung durchaus nur als Hypothese aussprechen. Es mag noch mit Rücksicht auf die oben erwähnten Angaben von einem besonderen Verhalten dieser Zone bei sekundären Degenerationen, bemerkt sein, dass in dieser Beziehung durchaus nicht alle Erfahrungen gleichlautend sind; gerade einer der „reinsten Fälle", die die Litteratur nach dieser Richtung aufweist, der erste Fall von Pfeiffer[1]), (isolierte Kompression der I. Dorsalwurzel mit sekundärer Degeneration ihrer intramedullaren Fortsetzung), ergab ein anderes Resultat: das Degenerationsfeld der entarteten Wurzel zeigte hier in seinem Aufsteigen in höhere Markgebiete nicht nur eine allmähliche Näherung zur Mittellinie, sondern auch die Tendenz, sich nach vorn hin auszudehnen, so dass es in der Höhe des 3. Cervikalnerven (siehe Figur 5 Pfeiffer's) mit seiner breitesten vorderen Abteilung unmittelbar an die hintere Kommissur herantrat, d. h. das Gebiet des sogenannten „ventralen Hinterstrangbündels" in Anspruch nahm.

Der Umstand, dass ich die Axone der Hinterhornzellen stets in die mittleren Gebiete der Hinterstränge eintreten sah, stimmt noch eher für jene Auffassung, dass diese Fasern das Gebiet des sog. Schultze'schen „kommaförmigen Bündels" zum Längsverlaufe benützen. Pierre Marie war es namentlich, der bei mehreren Anlässen diese Ansicht vertreten hat. Indessen kann ich mich mit den Anschauungen, die dieser Forscher entwickelt, insofern nicht für solidarisch erklären, als ich jenes Bündel auf jene Fasern allein auf keinen Fall zurückführen möchte, wie es Marie thut; dazu scheinen mir die Hinterstrangzellen des Hinterhorns viel zu spärlich zu sein, es kann sich bloss um sporadische Fasern handeln. Noch weniger wäre ich im stande, so ausgedehnte Degenerationen der Hinterstränge, wie sie bei der Pellagra und der progressiven Paralyse vorkommen, mit P. Marie[2]) aus einer „endogenen" Erkrankung der grauen Substanz der Hinterhörner

---

[1]) R. Pfeiffer, Zwei Fälle von Lähmung der unteren Wurzeln des Plexus brachialis. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde, Bd. I, 1891, p. 354.

[2]) P. Marie, De l'origine exogène ou endogène des lésions du cordon postérieur étudiées comparativement dans le tabes et dans le pellagre. La semaine médicale 14e Année, 1894, p. 17.

abzuleiten. Marie lokalisiert einen Teil der endogenen Fasern übrigens auch noch in die Goll'schen Stränge, so dass mithin fast alle Teile der Hinterstränge, mit Ausnahme der Westphalschen Zone, teils als einzige Bestandteile, teils mit Hinterwurzelfasern untermischt, derartige Fasern enthalten würden; alles dies kontrastiert aber mit der Thatsache, dass die in Betracht kommenden Zellen eigentlich Seltenheiten darstellen.

Die Anordnung der Fasergruppen in den Hintersträngen ist ein vielfach diskutierter Punkt, und es sind hierfür sowohl die Erfahrungen der Pathologie wie die Ergebnisse der Untersuchung der Markscheidenbildung verwertet worden. Schon p. 290 habe ich diesen Gegenstand beleuchtet; hier mögen nur die Hauptergebnisse wiederholt werden. Die in das Rückenmark eintretenden Hinterwurzelfasern teilen sich in auf- und absteigende Schenkel. Die absteigenden Fasern sind viel unbeträchtlicher und biegen allem Anschein nach schon nach kurzem Verlauf in die graue Substanz ein. Sie nehmen höchst wahrscheinlich das Gebiet des „kommaförmigen Bündels“ in Anspruch. Auch die aufsteigenden Äste finden grösstenteils im Bereich des Rückenmarkes, allerdings in verschiedenen Höhen, ihr Ende; ein Teil davon zieht aber bis in das verlängerte Mark hinauf. Die nach dem Gehirn verlaufenden Fasern werden durch die Systeme der weiter oben eintretenden Wurzeln mehr und mehr nach der Mittellinie hingedrängt. Infolgedessen werden die von den untersten Punkten herkommenden Fasern, d. h. die Fortsetzungen der Ischiadicuswurzeln die medialste Lage erkennen lassen; sie nehmen vom Dorsalteil an ein keilförmiges, neben dem Septum posterius befindliches Gebiet ein, das sich vom übrigen Teil der Hinterstränge scharf, geradezu als selbständiges Bündel, absondert und die Goll'schen Stränge darstellt. Durch die Erfahrungen bei sekundären Degenerationen ist es heute festgestellt, dass die Hinterstränge in dieser Beziehung prinzipiell ein einheitliches Ganzes bilden, dessen einzelne Gebiete sich bloss durch verschiedene Länge der Fasern unterscheiden in der Weise, dass sich von den Hinterhörnern nach dem Septum posterius hin allmählich längere Fasersysteme ansetzen. Die Goll-schen Stränge werden natürlich die längsten Fasern in sich begreifen. Eine Beteiligung der Clarke'schen Säulen an der Bildung der Goll'schen Stränge, wie sie Takács[1]) vermutet hatte, ist ausgeschlossen. Nach der Ansicht der meisten Forscher voll-

[1]) A. Takács, Über den Verlauf der hinteren Wurzelfasern im Rückenmarke. Neurologisches Centralbl., Jahrg. VI, 1887, p. 7.

zieht sich die gegenseitige Angliederung der in verschiedenen Höhen des Rückenmarkes eintretenden Faserbündel mit grosser Gesetzmässigkeit; auf die anders lautenden Angaben wurde schon an einer früheren Stelle hingewiesen, so z. B. auf diejenige, dass nach der Ansicht von Hofrichter und Barbacci die Goll'schen Stränge nicht nur Lumbalwurzelanteile, sondern auch Derivate von Cervikalwurzeln in sich fassen, dass nach Mayer's Ansicht eine vollkommene Vermischung der Lumbalwurzeln in den Goll'schen Strängen vor sich geht u. s. w. Gegen den ersteren Einwand sind die schon öfters citierten Beobachtungen von Pfeiffer anzuführen, wo bei isolierter Entartung des I. Dorsalnerven die in den Hintersträngen emporziehende Fortsetzung selbst in den obersten Teilen des Cervikalmarkes in seinem Einwärtsschreiten an der lateralen Grenze des Goll'schen Stranges Halt machte.

Die sensibeln Fasern des Hinterstranges sind während ihres auf- und absteigenden Verlaufes zum Teile wenigstens mit Kollateralen versehen, die in die graue Substanz eindringen, um darin in Endverästelungen zu zerfallen. Diese Kollateralen sind in einer bestimmten Weise an die verschiedenen Bezirke der Hinterstränge geknüpft. Die langen oder sog. Reflexkollateralen entspringen ausschliesslich aus dem Bereich der „Einstrahlungszone", d. h. sie kommen nur den ersten Strecken der intramedullären Hinterwurzelfasern zu; die Kollateralen für die Clarke'schen Säulen tauchen aus den centralen Gebieten der Burdach'schen Stränge auf. Auch die Mehrzahl der für die Hinterhörner bestimmten Kollateralen gehen aus der Einstrahlungszone und aus der lateralwärts davon, unmittelbar in der Nähe der Wurzeleintrittsstelle befindlichen Zone des Hinterstranges hervor. Aus der ventralsten Abteilung des Hinterstranges entspringen auffallend zarte Kollateralen, die sich nur an einer bestimmten Stelle an der Wurzel der Hinterhörner, einwärts und hinter den Clarke'schen Säulen verzweigen. An den Goll'schen Strängen gelang es nicht, Kollateralen nachzuweisen, und es ist daher wahrscheinlich, dass die ganz langen Fasersysteme der Hinterstränge nicht in ihrer ganzen Ausdehnung mit solchen ausgestattet sind, sondern nur bis zur Stelle, wo sie in das Gebiet der Goll'schen Stränge hineingedrängt werden.

Flechsig hat vor einigen Jahren[1]) gezeigt, dass sich die Fasern der Hinterwurzeln und ebenso deren Fortsetzungen in den Hinter-

[1]) P. Flechsig, Ist die Tabes dorsalis eine „System-Erkrankung"? Neurol. Centralbl., Jahrg. IX., 1890, p. 33.

strängen nicht auf einmal, sondern in mehreren Absätzen mit Mark umhüllen. Die darauf gegründete Einteilung der Hinterstränge entspricht nicht der auf den Ergebnissen der sekundären Degeneration beruhenden, d. h. sie umfasst nicht Fasergruppen, die sich von einander etwa durch verschieden langen Verlauf ihrer medullären Teilungsäste unterscheiden würden, sondern es scheint, dass es sich eher um Faserabteilungen handelt. die eine verschiedene peripherische Herkunft (Haut, Muskeln, Eingeweide) haben und physiologisch von einander differieren. Nach Flechsig's Ansicht ist es diese Einteilung, die den Schlüssel abgiebt für das Verständnis der pathologischen Veränderungen der Hinterstränge bei Tabes, indem sich die Veränderungen bei dieser Erkrankung hauptsächlich an diese embryonale Gliederung halten sollen. So fand Flechsig z. B., dass sich auf Grund der Reihenfolge der Markscheidenentwickelung die mittleren Gebiete des Burdach-schen Stranges („mittlere Wurzelzone"), diejenigen eben, die in den Anfangsstadien der Tabes oft den Hauptsitz der Erkrankung darstellen, als besonderes „System" dokumentieren. Es ist dies das Gebiet, dessen Kollateralen hauptsächlich in die Clarke'schen Säulen einstrahlen und dem man, gestützt auf die durch seine Erkrankung bedingten ataktischen Erscheinungen, die centripetale Leitung der für die Muskelkoordination wichtigen Reize zuzuschreiben Veranlassung hat (Charcot, Pitres).

Die Tabes ist ohne Frage eine degenerative Erkrankung des sensibeln Neurons. Diese Thatsache wurde im Jahre 1863[1]) von Leyden bestimmt ausgesprochen; die neueren Untersuchungen über die anatomischen Grundlagen der Tabes (P. Marie, Déjérine, Redlich u. a.) setzen nicht nur diese Thatsache ins hellste Licht, sondern auch das Faktum, dass das Fortschreiten des tabischen Prozesses innerhalb des sensibeln Neurons ganz dessen anatomischem Verlauf entsprechend, nicht anders, als die sekundäre aufsteigende Degeneration der Hinterstrangfasern, erfolgt. Indessen ist zwischen den degenerativen Erscheinungen an den Hintersträngen bei der gewöhnlichen sekundären Degeneration und zwischen derjenigen bei der Tabes doch ein eingreifender prinzipieller Unterschied;

---

1) E. Leyden, Die graue Degeneration der hinteren Rückenmarksstränge. Berlin 1863. — Vergl. die Darstellung, die Leyden unlängst von der geschichtlichen Entwickelung der Frage nach den tabischen Rückenmarksveränderungen gegeben hat: Die neuesten Untersuchungen über die pathologische Anatomie und Physiologie der Tabes. Zeitschr. f. klinische Medizin, Bd. 35, 1894, p. 1 und 181.

bei der ersteren erscheint stets das ganze intramedullare Fasersystem einer oder mehrerer Hinterwurzeln von der Degeneration ergriffen, während die Tabes eine elektive Hinterstrangerkrankung ist, indem der Prozess vorwiegend nur in einzelnen Teilen der die Fortsetzung der Wurzeln bildenden intramedullaren Bahnen um sich greift. Diese Thatsache schliesst einen schwerwiegenden Einwand in sich gegen die Anschauung, die kürzlich Obersteiner und Redlich[1]) über die Entstehungsweise der Tabes ausgesprochen haben. Denn wenn es sich, wie es diese Forscher annehmen, um das Ergebnis einer Kompression handelt, die die hinteren Wurzeln an ihrer Eintrittsstelle im Sulcus lateralis posterior von der entzündlich sklerosierten weichen Hirnhaut erfahren, so ist es unerfindlich, warum sich nicht das Bild einer gewöhnlichen sekundären Degeneration in den Hintersträngen einstellt, in derselben Weise, als ob die hinteren Wurzeln wie etwa in Pfeiffer's Fall durch eine Sarkomgeschwulst komprimiert worden wären. Redlich selbst sagt in einer früheren Publikation[2]), dass „bei der Tabes in den Hintersträngen bald jene Partie erkrankt, bald diese übersprungen wird, je nach dem einzelnen Falle. Die Tabes lässt sich also mit den gewöhnlichen Systemerkrankungen durchaus nicht ganz in Parallele stellen“. Mit der Thatsache der Lokalisation der tabischen Veränderung auf bestimmte Bestandteile des Hinterwurzelsystems besser in Einklang zu bringen ist jene von Erb, Strümpell, Moebius u. a. vertretene Lehre, die dieselbe auf die langjährige Einwirkung eines Toxins auf das Rückenmark zurückführt, wobei die sensiblen Bahnen des Rückenmarkes infolge ihrer geringeren Widerstandsfähigkeit früher ergriffen werden, als andere Bezirke des Rückenmarkes und auch in diesen Bahnen gewisse Elemente zuerst, die am leichtesten jener Einwirkung unterliegen. Es ist nicht unmöglich, dass das grössere und geringere Mass von Widerstandsfähigkeit der einzelnen Hinterwurzelbestandteile mit ihrer verschiedenen funktionellen Stellung zusammenhängt. Wo der primäre Sitz der Erkrankung des sensibeln Neurons bei der Tabes liegt, ob in der Spinalganglienzelle (Wollenberg), an der Peripherie (Leyden, P. Marie), an der Eintrittsstelle der Hinter-

---

[1]) H. Obersteiner und E. Redlich, Über Wesen und Pathogenese der tabischen Hinterstrangsdegeneration. Arbeiten aus Obersteiner's Institut in Wien, Heft II, 1894, p. 158.

[2]) E. Redlich, Die hinteren Wurzeln des Rückenmarkes und die pathologische Anatomie der Tabes dorsalis. Arbeiten aus Obersteiner's Institut in Wien, 1892, p. 34.

wurzel in das Mark (Obersteiner und Redlich) oder in den Hintersträngen selbst (Erb, Strümpell u. a.) ist noch durchaus unentschieden. Der Übergang des degenerativen Vorganges auf die Kleinhirnseitenstrangbahn (Leyden) ist offenbar durch sekundäre Erkrankung der Clarke'schen Säulen bedingt.

Die bis in das verlängerte Mark hinauf reichenden Hinterwurzelfasern vermitteln offenbar, neben ihrer auf die motorischen Kerne des Rautenhirns einwirkenden reflektorischen Thätigkeit, die Fortpflanzung der Sensibilität nach den Herden bewusster Empfindung in der Hirnrinde hin. Der Umstand, dass die aufsteigende Degeneration der Hinterstränge in der Höhe der Hinterstrangkerne ihr Ende erreicht und dass im Zusammenhange damit in mehreren Fällen (v. Monakow, Löwenthal[1])) im Nucleus funic. cuneati und gracilis eine Atrophie nachgewiesen werden konnte, führte zur Annahme, dass letztere primäre Centra der Hinterwurzeln darstellen, was in die Sprache unserer neuen Anschauungen übersetzt so viel bedeuten würde, dass die letzten Kollateralen und die Endstücke der aufsteigenden Teilungsäste der sensibeln Fasern zwischen deren Zellen in ihre Endarborisationen zerfallen. Diese Endarborisationen hat v. Kölliker zuerst[2]) mit der Golgi'schen Methode dargestellt. Aus den Hinterstrangkernen aber sieht man an Weigert'schen Schnitten starke Bündel auftauchen, die sich bogenförmig vor dem Centralkanal kreuzen („Schleifenkreuzung") und in der Olivenzwischenschicht als „mediale Schleife" nach dem Grosshirn hin aufsteigen. Nun haben Flechsig und Hösel[3]) vor einigen Jahren einen hochinteressanten Fall beschrieben, wo im Anschluss an einen porencephalischen Defekt in der psychomotorischen Region der Grosshirnrinde die Degeneration eines Faserzuges eingetreten war, der von der Hirnrinde bis in das Gebiet des verlängerten Markes herunterreichte und sich in seiner unteren Abteilung vollkommen mit dem als „Schleife" bekannten Fasersystem deckte. Auch an der „oberen Pyramidenkreuzung" Meynert's (Wernicke's Schleifenkreuzung) liess sich ein Faserausfall nachweisen. Hieraus schlossen die beiden Forscher, dass die als Schleifenfasern aus den Kernen der Hinterstränge

1) N. Löwenthal, Contribution expérimentale à l'étude des atrophiees secondaires du cordon postérieur etc. Recueil zool. suisse, Tome IV, 1888, p. 112.

2) A. v. Kölliker, Der Bau des verlängerten Markes. Anat. Anz., Jahrg. VI, 1891, p. 427.

3) P. Flechsig und O. Hösel, Die Centralwindungen ein Centralorgan der Hinterstränge. Neurolog. Centralbl., Jahrg. IX, 1890, p. 417.

durch die Olivenzwischenschicht und die Brücke zum Grosshirn emporziehenden Elemente durch Vermittelung der „Haubenstrahlung" in die Centralwindungen, vermutlich besonders in die hintere und den Lobulus paracentralis gelangen. Auch in einer neueren Publikation hält Hösel[1]) auf Grund eines weiteren Falles an der Existenz einer derartigen „Rindenschleife" fest.

In hohem Grade stimmt dies überein mit dem bekannten, durch Experimente und pathologische Erfahrungen begründeten, von Munk aufgestellten Satze der Lehre von der Hirnlokalisation, dass die „motorischen Centra" gleichzeitig auch die sensibeln Mittelpunkte der betreffenden Muskeln, sowie der sie bedeckenden Hautbezirke darstellen[2]), eine These, die nun auch ihre anatomische Erklärung findet. Schon vor Flechsig sind analoge Fälle und Experimente von v. Monakow[3]) und Spitzka[4]) veröffentlicht worden. Monakow trug an Katzen die Rinde des Parietalhirns ab und veranlasste dadurch eine Degeneration der Schleife, die in dem gekreuzten Kern der zarten Stränge, der an der Atrophie Teil nahm, ihr Ende fand.

Unter Berücksichtigung dieser Erfahrungen wäre es nun möglich, uns eine Vorstellung zu bilden von den anatomischen Wegen, auf denen die sensibeln Reize zu den motorischen Hirnrindenzellen hinbefördert werden, und wir sind daher in der Lage, uns die gesamte Bahn, die ein auf die Körperoberfläche einwirkender und durch Vermittelung motorischer Pyramidenzellen als bewusster Bewegungsimpuls wiederkehrender Reiz beschreibt, zu vergegenwärtigen. Nehmen wir einen recht einfachen Fall, so sind an der Zusammensetzung dieses „kortikalen Reflexbogens" fünf Nerveneinheiten beteiligt: I. Spinalganglienzelle mit ihrem bis in das verlängerte Mark hinaufziehenden Fortsatz; II. Nervenzelle des Hinterstrangkerns, deren Ausläufer nach erfolgter Kreuzung bis in die Grosshirnrinde emporläuft, um sich darin in eine jener

---

1) O. Hösel, Beiträge zur Anatomie der Schleifen. Neurolog. Centralbl., Jahrg. 13, 1894, p. 546.

2) Zu dieser Ansicht bekennen sich die meisten Forscher, die neuerdings über Hirnlokalisation gearbeitet haben, wie Horsley, Exner, Luciani und Sepilli, Dana u. a. Eine andere Ansicht vertritt Ferrier. Vergl. A. Vetter, Über die neueren Experimente am Grosshirn, mit Bezugnahme auf die Rindenlokalisation beim Menschen. Deutsch. Archiv f. klin. Medizin, Bd. 52, 1894, p. 392.

3) C. v. Monakow; Neue experimentelle Beiträge zur Anatomie der Schleife. Neurol. Centralbl., Jahrg. 1885, p. 265.

4) E. C. Spitzka, The medical record, Vol. 26, No. 15.

freien Endigungen aufzuzweigen, die Cajal[1]) in der Grosshirnrinde beschrieben hat; diese Endverästelung wirkt III. auf eine kortikale Empfindungszelle ein, die durch ihren Fortsatz gleichzeitig die Übertragung auf die vierte Einheit, IV. die motorische Pyramidenzelle, besorgt, welch letztere den Reiz durch Bewegungsimpulse beantwortet und auf dem Wege der Pyramidenbahn die letzte Einheit, V. die motorische Vorderhornzelle in Thätigkeit versetzt. Vermehrt kann die Zahl werden etwa durch Zellen, die innerhalb der Hirnrinde zwischen den auf- und absteigenden Schenkel des Bogens eingeschaltet sind, vermindert durch die allerdings höchst unwahrscheinliche Möglichkeit, dass die Zelle, in denen die Sinneswahrnehmung erfolgt, gleichzeitig auch den Ausgangspunkt motorischer Impulse darstelle. Beachtenswert ist in dem Bogen die doppelte, sich gegenseitig gleichsam annullierende Kreuzung der Fasern, wovon eine auf den sensibeln, den zuleitenden, die andere auf den motorischen, den abführenden Schenkel des Bogens fällt.

Indes dürfen wir nicht vergessen, dass es sich hier gewiss noch nicht um in allen Punkten endgültig festgestellte Verhältnisse handelt, sondern um Fragen, zu deren definitiver Beantwortung noch weitere Erfahrungen nötig sind. Dies ist auch der Grund, warum ich von der bildlichen, schematischen Wiedergabe derselben Abstand genommen habe. Während also über die Bahnen, die die Empfindungsreize in ihrem Aufsteigen zu den Sinnessphären der Hirnrinde benützen, noch in mancher Beziehung Zweifel obwalten, sind wir über die anatomischen Vorrichtungen, die den Reflexvorgängen im Rückenmarke zu Grunde liegen, dank den mit der Golgi'schen Methode gewonnenen Aufschlüssen, nunmehr genügend unterrichtet. Um mich hierüber kurz zu fassen, so können wir den Physiologen von anatomischer Seite zwei Möglichkeiten der Reflexübertragung vorlegen: einen direkten und einen indirekten Reflexbogen.

1. Bei dem direkten Reflexbogen sind nur zwei Nerveneinheiten im Spiele. Sein medullärer Abschnitt wird dargestellt (vergl. Fig. 48 p. 313 und Taf. VI) durch die in die Vorderhörner eindringenden Reflexkollateralen der hinteren Wurzeln und durch die motorischen Zellen samt den daraus hervorgehenden vorderen Wurzelfasern. Die auf p. 256 und 307 niedergelegten Erfahrungen

---

[1]) S. R. y Cajal, Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule, Tome VII, 1891, p. 148.

legen den Gedanken nahe, dass die Einwirkung der Reflexkollateralen auf die motorische Einheit nicht in der Weise erfolgt, dass sie den Zellkörper selbst umfassen oder sich mit dessen Dendriten verflechten, sondern durch Vermittelung der Golgi'schen Seitenfibrillen des Nervenfortsatzes, die mithin besondere, für die Aufnahme der direkten Reflexímpulse dienende Einrichtungen, „Reflexfibrillen" darstellen würden. Indes möchte ich diese Anschauung durchaus nur als Hypothese aussprechen. Die Reflexkollateralen entspringen, wie das an verschiedenen Stellen erörtert wurde, nur im Bereich der „Einstrahlungszone" der Hinterstränge, d. h. jenes Feldes, das die ersten, in der Nähe der Bifurkation gelegenen Stücke der sensibeln Fasern in sich fasst. Nur diese Abschnitte der Hinterwurzelfasern senden ihre Kollateralen in die Vorderhörner, und so wird die Erregung in voller Stärke auf die Reflexkollateralen übergreifen und direkt auf die motorischen Vorderhornzellen einwirken können.

Fig. 60.
Schema der indirekten Reflexbahn, nach Kölliker (Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd 51, 1890, Fig. 34), etwas verändert. a motorische Zellen und Wurzelfasern, b Spinalganglienzelle, Ranvier's T, Hinterwurzelfaser mit Bifurkation in auf- und absteigende Stammfaser, c eine sensible Kollaterale, d Strangzelle mit T-förmigem geteiltem Nervenfortsatz, e dessen Kollateralen, die zu den motorischen Zellen Beziehungen eingehen.

2. Bei dem indirekten Reflexbogen, der in dem mit geringen Modifikationen der v. Kölliker'schen Arbeit entnommenen Schema (Fig. 60) zur Ansicht gebracht ist, sehen wir zwischen die beiden Einheiten des direkten Reflexbogens noch eine dritte, an der Figur durch rote Farbe hervorgehobene Nerveneinheit eingeschaltet: eine Strangzelle mit ihrem Fortsatz. Die Ausläufer dieser Zellgattung lenken in die weisse Substanz ein und schlagen darin die Längsrichtung ein. Aber wir sahen, dass aus allen Teilen der Vorderseitenstränge und am reichlichsten eben aus den mittleren, vor der Pyramidenseitenstrangbahn gelegenen Gebieten der Seiten-

stränge, aus den Gebieten also, in denen sich die Fortsätze der von den sensibeln Kollateralen am dichtesten umfluteten Hinterhornzellen zum Längsverlaufe anordnen, zahlreiche Kollateralen in die motorischen Vorderhorngruppen eindringen, um sich zwischen ihren Zellen unter inniger Durchflechtung mit deren Dendriten zu verzweigen. So kann der sensible Reiz auch auf diesem Umwege auf die motorischen Zellen einwirken. Der Kontakt bei diesem indirekten Reflexbogen zwischen dem Fortsatze der Schaltzelle und der motorischen Einheit ist bestimmt an die Oberfläche des Zellkörpers und an ihre Dendriten geknüpft, und so hätten wir, falls sich die oben aufgestellte Hypothese bewahrheiten sollte, an der motorischen Zelle ganz aparte Einrichtungen für den direkten und den indirekten Reflexbogen.

Die indirekten Reflexbogen erklären uns die Ausbreitung der Reflexe in der Längsrichtung des Rückenmarkes. Für die Fortpflanzung der Reflexreize auf Gebiete des Markes, die von der Einwirkungsstelle weit entfernt liegen oder auf das Gebiet der Oblongata kann man entweder die langen auf- und absteigenden sensibeln Bahnen des Seitenstranges (Kleinhirnseitenstrangbahn, Gowers'sches Bündel, intermediäres Bündel) in Anspruch nehmen oder den etwas umständlicheren Weg durch eine ganze Kette von Schaltzellen heranziehen, in dem Sinne, dass durch die Kollateralen und einbiegenden Endspitzen des Axons der einen Strangzelle eine zweite, höher oben gelegene analoge Zelle in Erregung versetzt wird, die die Erregung wieder eine Strecke weit cerebralwärts leitet, um auf eine andere Strangzelle in derselben Weise einzuwirken u. s. f. Um die gekreuzten Reflexe zu erklären, sind die in der hinteren Kommissur auf die andere Markseite hinübertretenden sensibeln Kollateralen viel zu spärlich. Hier können unbedingt nur die Kommissurenzellen den wesentlichen Faktor abgeben. Nach meinen neuesten Erfahrungen am menschlichen Marke scheint mir hier auch eine Trennung der Elemente für den direkten und indirekten Reflexweg vorzuliegen. Die Kommissurenzellen, die im Rückenmarke des Menschen den medialen Winkel der Vorderhörner in Anspruch nehmen, zeichnen sich nicht nur durch ihre ansehnliche, der der motorischen Zellen fast gleichkommende Grösse, sondern vor allem auch durch den Umstand aus, dass sie stets in die Gruppe der motorischen Vorderhornzellen ein sehr scharf abgegrenztes, distinktes Dendritenbüschel hineinsenden. Diese Einrichtung kann, wie schon an einer anderen Stelle gesagt, keinen andern Zweck haben, als die Zellen der Ein-

wirkung der Reflexkollateralen zugänglich zu machen. Die weiter hinten gelegenen Kommissurenzellen empfangen wohl ihre Reizimpulse hauptsächlich aus den sie umspinnenden Kollateralen der Strangzellen, also auf indirektem Wege. Die im Dienste der Reflexübertragung stehenden Kommissurenzellen besorgen diese ihre Bestimmung in der Weise, dass ihr Fortsatz auf der anderen Seite durch seine in das Vorderhorn eindringenden Kollateralen die motorischen Zellen in einen Reizzustand zu versetzen im stande ist. Aber nicht alle Kommissurenzellen dürften diese Bestimmung haben; einem anderen Teil darf mit Recht die Aufgabe zugesprochen werden, sensible Innervationsströme, namentlich taktile Reize, cerebralwärts zu befördern [1]). Dass sich die gekreuzten reflektorischen Mitbewegungen sowohl oberhalb wie unterhalb der Einwirkungsstelle des peripherischen Reizes einstellen können, erklärt sich ungezwungen aus der gabelförmigen Spaltung der Kommissurenaxonen im Bereich der weissen Substanz in einen auf- und absteigenden Ast. Die leichtere Fortpflanzung der Reflexe in cerebraler Richtung sowohl auf der gleichseitigen wie auf der gekreuzten Seite dürfte sich aus der Thatsache erklären, dass sich nicht alle Strangzellen- und Kommissurenzellenaxonen bei ihrem Eintritt in die weisse Substanz gabelig teilen und dass die durch einfache Umbiegung des Axons entstehende Längsfaser nach Cajal's Angabe vorwiegend eine aufsteigende Richtung einschlägt.

Die Kleinhirnseitenstrangbahn besteht jedenfalls in der Hauptsache aus den Fortsätzen der die Clarke'schen Säulen und die Stilling'schen Kerne bildenden Zellen. Von ihren Ursprungszellen abgetrennt, unterliegen ihre Fasern stets einer starken Degeneration, die hauptsächlich die aufsteigende Richtung befolgt. Nach Quertrennungen des Rückenmarkes stellt sich aber in dieser Bahn auch in absteigender Richtung ein wenn auch unansehnlicher Faserausfall ein, wie das die älteren Befunde Strümpell's [2]) und die neueren Beobachtungen Daxenberger's [3])

---

[1]) Vergl. hierüber ausführlicher: L. Edinger, Einiges vom Verlaufe der Gefühlsbahnen im centralen Nervensystem. Deutsche mediz. Wochenschrift, Jahrg. 1890, Nr. 20.

[2]) A. Strümpell, Beiträge zur Pathologie des Rückenmarkes. Archiv f. Psychiatrie, Bd. X, 1880, p. 676.

[3]) H. Daxenberger, Über einen Fall von chronischer Kompression des Halsmarkes mit besonderer Berücksichtigung der sekundären absteigenden Degenerationen. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde, Bd. IV, 1893, p. 149.

ergeben. Die Gegenwart dieser absteigenden Degeneration lässt sich unschwer erklären durch die Annahme einer gabelförmigen Teilung der Fasern der Kleinhirnseitenstrangbahn bei ihrem Eintritt in die weisse Substanz. Die absteigend degenerierenden Fasern würden den unteren Teilungsästen entsprechen, denn diese müssen natürlich bei einer Verletzung des Rückenmarkes unterhalb der Schnittfläche entarten. Freilich ist es dann nicht mehr möglich, in der Leitung gewisser für die Muskelkoordination wichtiger sensibler Reize zur Kleinhirnrinde die einzige Funktion der in Rede stehenden Bahn zu erblicken. Die absteigenden Schenkel müssen eine andere Funktion besitzen, und diese kann wohl in nichts anderem bestehen, als in der Vermittelung von Reflexen, ähnlich wie das bei allen anderen Strangzellen der Fall ist. Kollateralen sind an den Elementen der Kleinhirnseitenstrangbahn mit Sicherheit noch nicht nachgewiesen; sollten sich auch an den aufsteigenden Schenkeln solche nachweisen lassen, so müsste auch für diese eine Beteiligung an den Reflexvorgängen des Rückenmarkes angenommen werden (v. Leube). Marchi[1]) giebt an, nach der Exstirpation des Kleinhirns beim Affen eine absteigende Degeneration in den Randschichten der Vorderseitenstränge und namentlich in den Kleinhirnseitenstrangbahnen beobachtet zu haben, und führt diese Erscheinung auf die Entartung eines Bündels zurück, das, in den Nervenzellen des Kleinhirns entspringend, in den Randschichten des Rückenmarkes herabziehen soll. Mir scheint die Annahme eines besonderen Bündels zur Erklärung jener Erscheinungen nicht unumgänglich notwendig. Erleidet die Bahn wo immer eine Kontinuitätsunterbrechung, sei es weiter unten, sei es, wie in Marchi's Experimenten, in der Nähe ihrer Endigung, so wird sich an der Ursprungszelle ihrer Fasern, d. h. an den Clarke'schen Zellen, ebenso wie das p. 118 für die Vorderhornzellen nach peripherischer Durchtrennung der motorischen Fasern geschildert wurde, nach und nach infolge des destruktiven Einflusses der Unmöglichkeit der Reizabgabe, eine regressive Veränderung einstellen, die sich funktionell zunächst in einer Abschwächung der trophischen Kraft der Zelle äussern wird. Zuerst werden sich nun die Folgen der unzureichenden Ernährung an den distalsten Stellen des Axons, d. h. unmittelbar unter der Durchschnittsstelle äussern, und von hier wird sich die Entartung

[1]) V. Marchi, Sull' origine e decorso dei peduncoli cerebellari e sui loro rapporti cogli altri centri nervosi. Rivista sperim. di freniatria, Vol. XVII, 1891, p. 357.

in cellipetaler, also im vorliegenden Falle in absteigender Richtung weiter fortpflanzen. Marchi's Erklärung stimmt freilich besser mit der Thatsache überein, dass man, wie von verschiedenen Seiten angegeben wird, selbst bei der stärksten Entartung der Kleinhirnseitenstrangbahn nach halbseitiger Durchtrennung des Rückenmarkes stets zerstreut eine Anzahl Fasern in ihr findet, die von der Degeneration verschont blieben.

Die Peripherie der ventralen Hälfte des Seitenstranges, von dem vorderen Ende der Kleinhirnseitenstrangbahn bis zur Gegend der vorderen Wurzeln, wird durch ein auf dem Querschnitte schmales, halbmond- oder kommaförmiges Bündel in Anspruch genommen, das zuerst von Gowers[1]) auf Grund pathologischer Erfahrungen als besonderes „System" beschrieben worden ist. Das „Gowers'sche oder antero-laterale Bündel" nimmt nach oben kontinuierlich bis zu dem verlängerten Mark an Volumen zu und degeneriert in der Hauptsache in aufsteigender Richtung, daher man darin eine „lange Bahn" erblicken darf. Es empfängt seine Bestandteile offenbar aus Nervenzellen, die teils im Centralteil der Vorderhörner, teils in der Mittelzone der grauen Substanz ihre Lage haben. Über die Endigungsweise des Bündels liegen bisher nur Vermutungen vor; Mott[2]) verlegt dessen Endigung in die ventralen Teile des Oberwurms. Auch in diesem Bündel finden sich neben den aufsteigenden Fasern absteigend degenerierende Elemente, die Gowers selbst erwähnt und die auch Mott neuerdings nachgewiesen hat. Bezüglich dieser Fasern gilt das oben von der Kleinhirnseitenstrangbahn Gesagte.

Von den übrigen Teilen der weissen Substanz lassen sich die Grundbündel der Vorderstränge auf die Fortsätze der Kommissurenzellen sowie auf die in den vorderen und mittleren Teilen der grauen Substanz gelegenen Vorderstrangzellen zurückführen. Die sekundären Degenerationen darin befolgen teils die aufsteigende (Auerbach), teils die absteigende Richtung (Löwenthal's faisceau marginal antérieur, Marie's faisceau sulco-

---

[1]) W. R. Gowers, Bemerkungen über die antero-laterale aufsteigende Degeneration im Rückenmark. Neurol. Centralbl., 1886, p. 97. — Siehe ferner: Weitere Bemerkungen über den aufsteigenden antero-lateralen Strang. Daselbst, p. 150. — Ch. S. Sherrington, Note on two newly described tracts in the spinal cord. Brain, Vol. IX, 1887, p. 342.

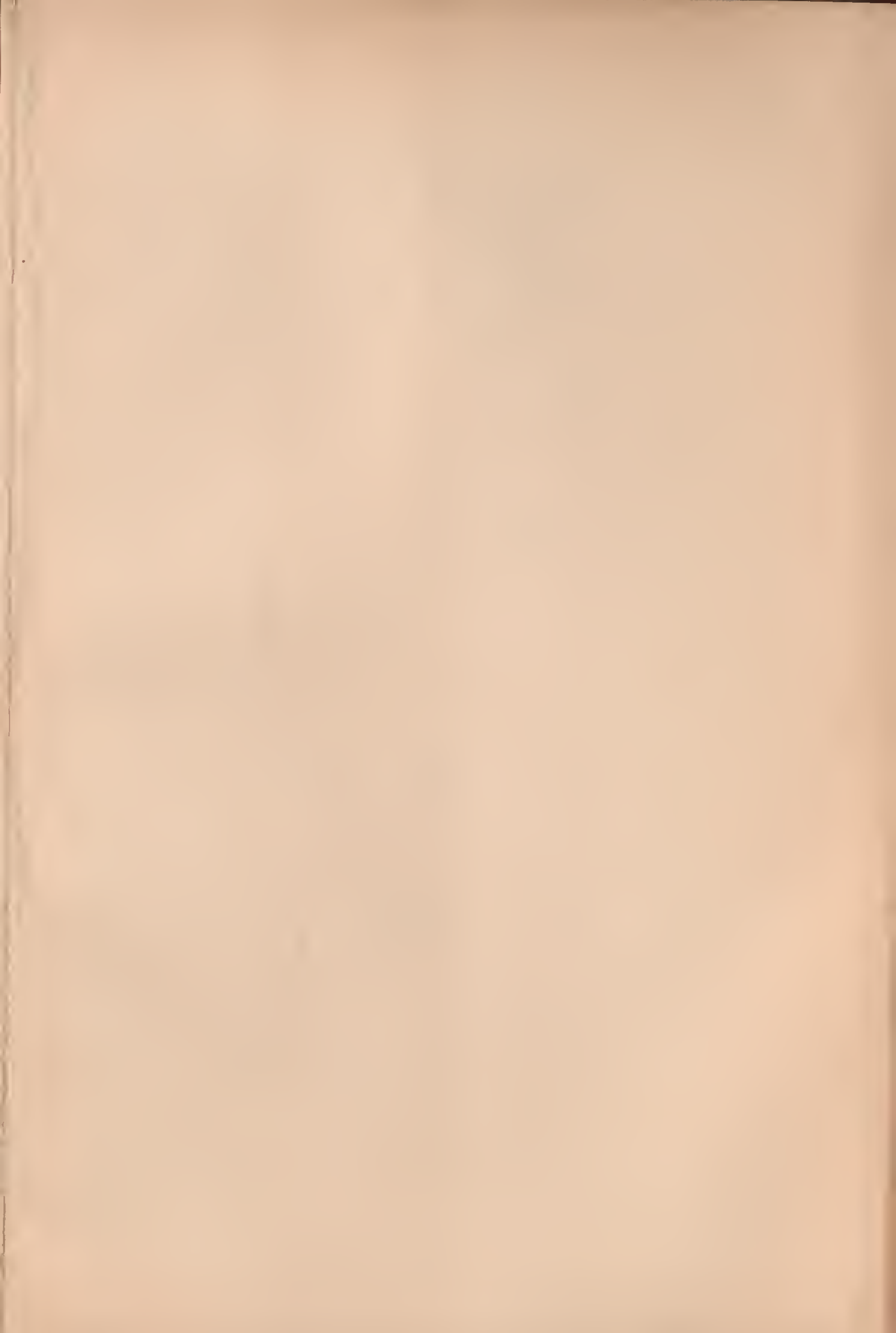
[2]) W. Mott, Ascending degenerations resulting from lesions of the spinal cord in monkeys. Brain, Part. LVIII, 1892, p. 215.

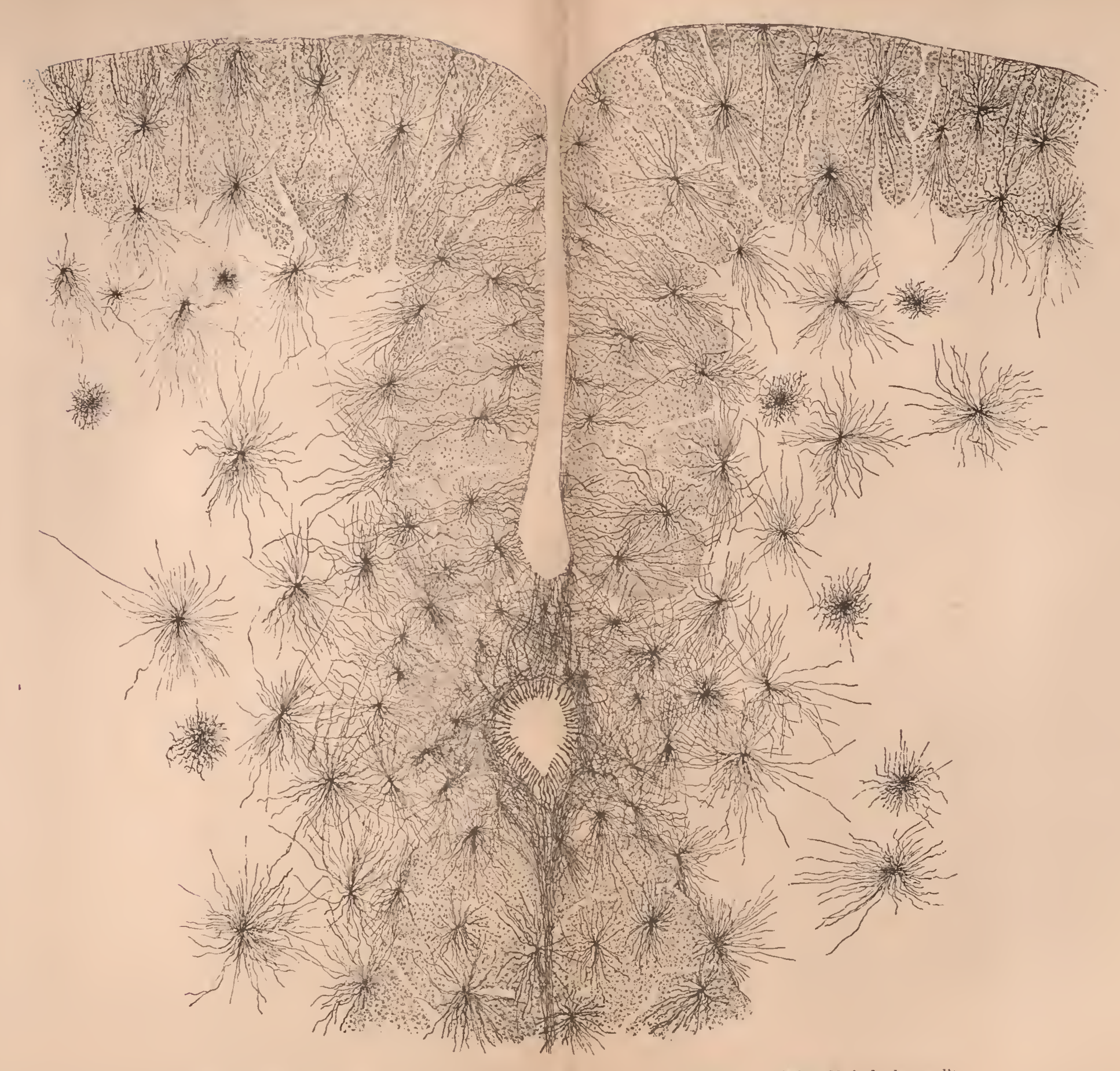
marginal). Seitenstranggrundbündel und Grenzschicht der grauen Substanz bauen sich aus den Fortsätzen von Zellen auf, die hauptsächlich die mittleren Gebiete der grauen Substanz und die Hinterhörner bis zur Rolando'schen Substanz, ja auch noch den saumförmigen Abschnitt, der die letztere gegen die Randzone hin bedeckt, bevölkern. Die Hauptmasse ihrer Fasern gehört wohl in die Kategorie der kurzen Bahnen, doch mögen auch Fasergruppen darin vertreten sein, die bis in das verlängerte Mark hinaufziehen. Auch hier gehen die sekundären Degenerationen bei Rückenmarksläsionen teils in aufsteigender, teils in absteigender Richtung vor sich. Die absteigend entartenden Fasern liegen hauptsächlich in den mittleren Teilen des Seitenstranges, vor der Pyramidenbahn und einwärts von dem Gowers-schen Bündel; sie bilden das „intermediäre Seitenstrangbündel“ von Löwenthal[1]). Sie entsprechen wohl hier wie auch im Vorderstrang zum Teile unteren Teilungsästen (P. Marie) und nach unten umbiegenden ungeteilten Fortsetzungen der Ausläufer der Kommissuren- und Strangzellen. Dass Marchi nach experimenteller Entfernung des Kleinhirns im Bereich des Vorder- und Seitenstranges absteigend entartende Fasern wahrgenommen hat und dass er sie als die Fortsätze gewisser Kleinhirnzellen deutet, wurde schon oben erwähnt.

---

[1]) N. Löwenthal, Des dégénerations secondaires de la moëlle épinière consécutives aux lésions expérimentales médullaires et corticales. Dissert., Genève 1885.



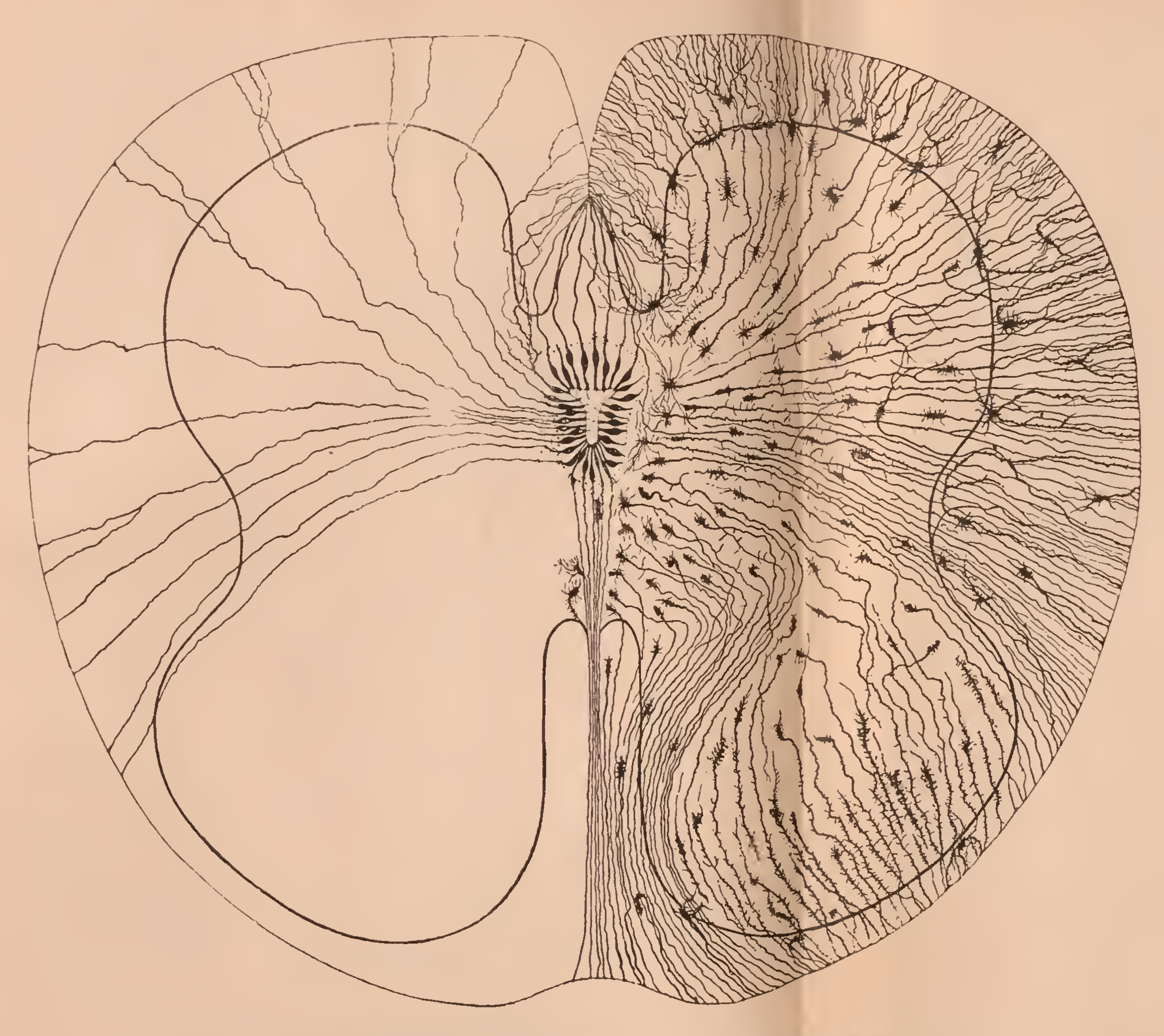




Stützzellen (Astrocyten) aus dem Rückenmarke eines 3/4 jährigen Kindes, mit der Golgi'schen Methode dargestellt.

Gez. vom Verf.

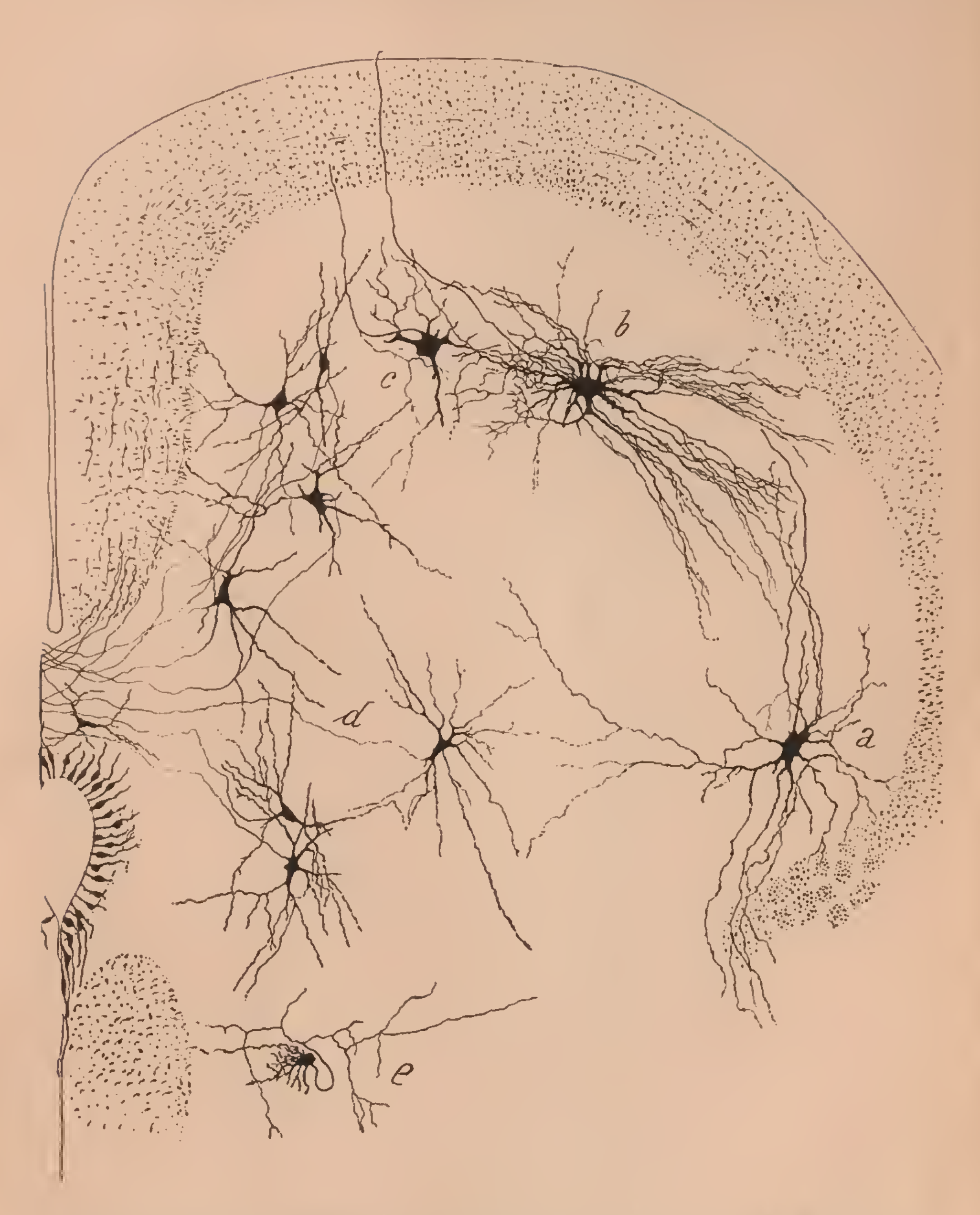




Rückenmark eines 14 cm langen menschlichen Embryos, nach Golgi behandelt, mit imprägnierten Stützzellen.
Links Ependymgerüst, rechts Vorläufer der Spinnenzellen (Astroblasten).

Gez. vom Verf.

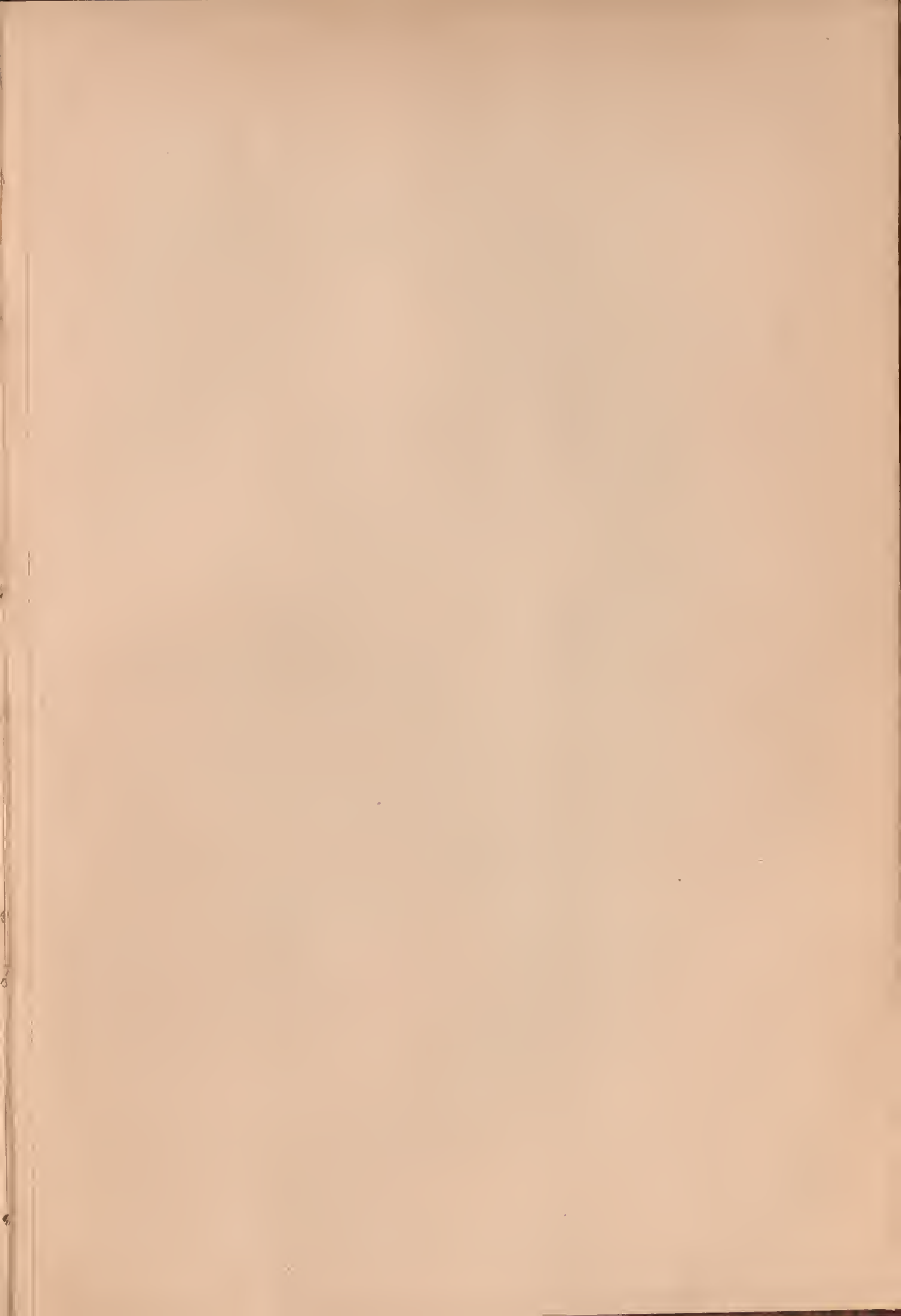


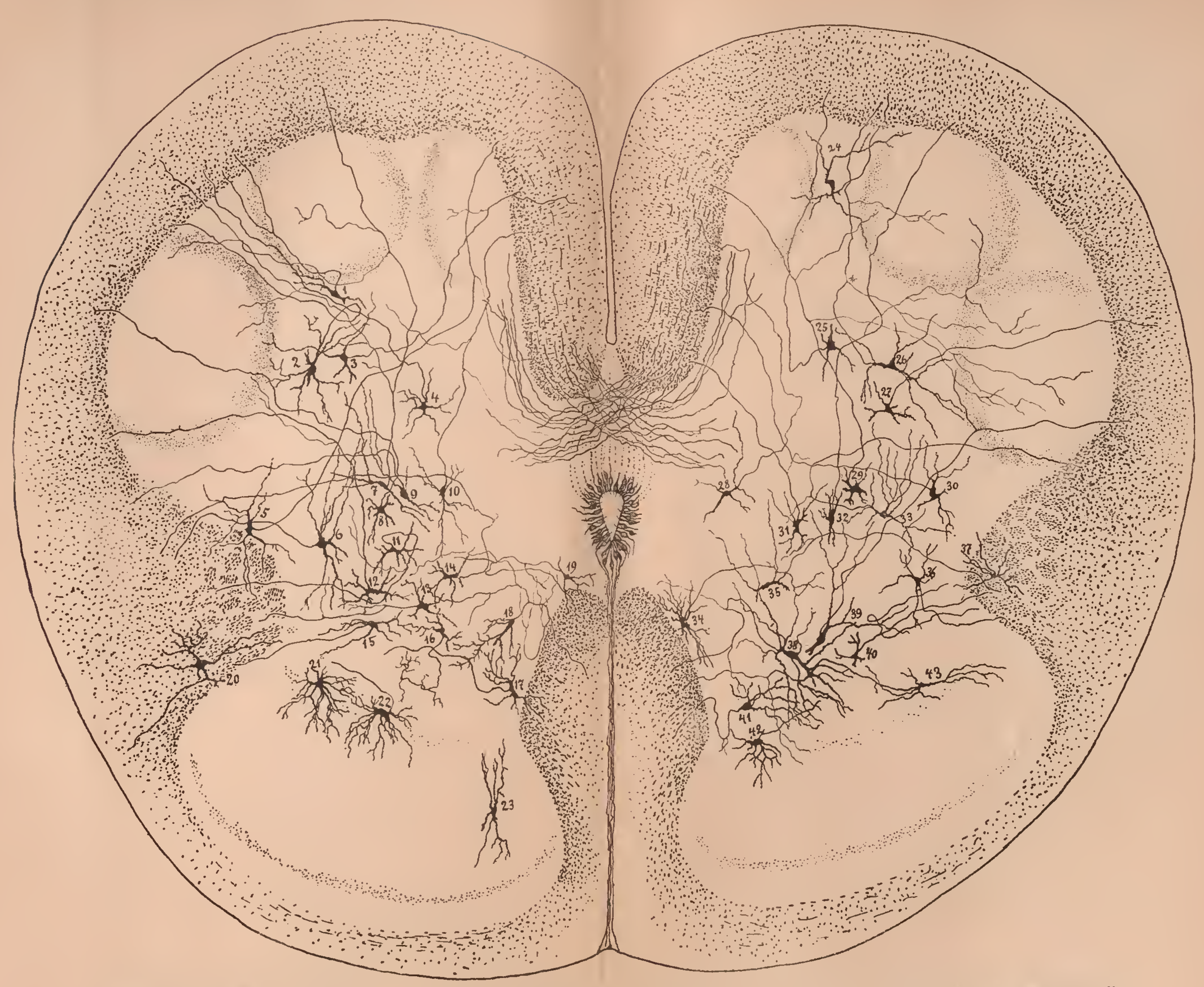


Aus dem Rückenmark eines 30 cm langen menschlichen Fötus, nach Golgi's raschem Verfahren behandelt; motorische Vorderhornzellen und Kommissurenzellen. a, b, c motorische Wurzelzellen, am Nervenfortsatz der Zelle c eine Seitenfibrille, d Kommissurenzellen, e Hinterhornzelle vom Golgi'schen Typus.

Gez. vom Verf.







Strangzellen des menschlichen Rückenmarkes, aus zahlreichen, dem Lumbalmark eines 30 cm langen Embryos entnommenen Präparaten zusammengestellt.
Die anderen Zellgattungen: motorische Zellen, Kommissurenzellen und Golgi'sche Zellen sind nicht dargestellt. Genauere Erklärung im Text.

Gez. vom Verf.







Fig. 1.

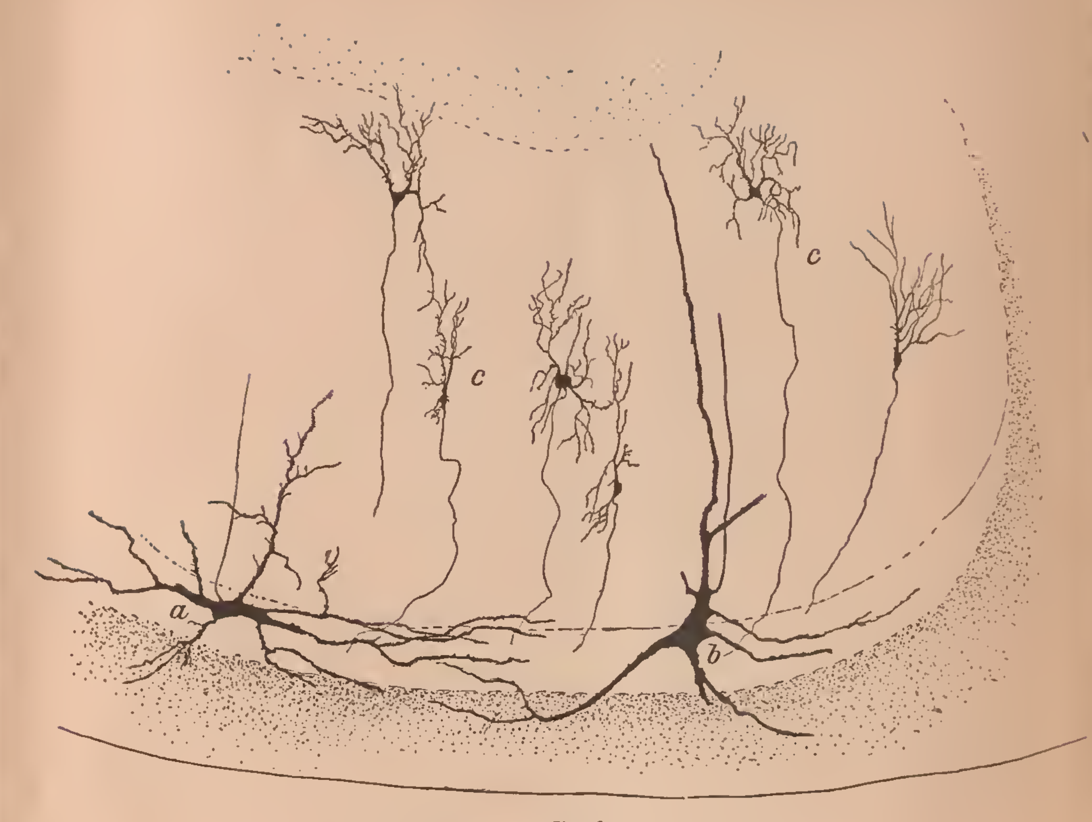


Fig. 2.



Fig. 3.

Gez. vom Verf.

Die Nervenzellen der Rolando'schen Substanz.

Fig. 1. Rolando'sche Substanz eines $3^1/_2$ cm langen Schweineembryos. a Zellen, die ihren Nervenfortsatz in den Hinterstrang senden. b Zelle mit geteiltem Nervenfortsatz, wobei der eine Teilungsast in den Hinterstrang, der andere in den Seitenstrang zieht. c Zelle, deren Nervenfortsatz die Richtung des Centralkanales einschlägt. d Seitenstrangzelle aus dem Hinterhorn. e Ependymzellen.

Fig. 2. Aus dem Rückenmarke eines $^3/_4$jährigen Kindes. a und b Marginalzellen, a von spindelförmiger, b von pyramidenförmiger Gestalt. c Nervenzellen der eigentlichen Rolando'schen Substanz.

Fig. 3. Hinterhorn der neugeborenen Maus. a Zonal- oder Marginalzellen. b Marginalzelle, die etwas in die Rolando'sche Substanz hineingerückt ist; ihr Fortsatz gabelt sich in zwei Äste, die beide für den Seitenstrang bestimmt sind. c Zellen der Rolando'schen Substanz mit rückläufigem Fortsatz, d solche, bei denen sich der Fortsatz zu dem Seitenstrang wendet.



Verlag v. Fischer's med. Buchh.
H. Kornfeld, Berlin.

Lith. Anst. v. F. Wessner
Berlin S.

Erklärung zu Tafel VI.

Schematische Darstellung des Rückenmarksbaues,
links Nervenzellen, rechts Kollateralen.

Links: Schwarz = motorische Zellen, mit Golgi'schen Seitenfibrillen an den Axonen; rot = Vorderseitenstrangzellen, darunter auch je eine Zelle der Clarke'schen Säule und der Marginalzone der Rolando'schen Substanz; man beachte die ansehnlichen Kollateralzweige der Vorderstrangzellen; lila = Kommissurenzellen, eine „kurze“ Zelle dieser Art schraffiert dargestellt; grün = Hinterstrangzellen, die kleinen stellen die Zellen der Rolando'schen Substanz dar; blau = Golgi'sche Zelle.

Rechts: Schwarz = Spinalganglienzellen, hintere Wurzeln, ihre Bifurkation und ihre in verschiedenen Gebieten der grauen Substanz endigenden Kollateralen, und zwar von links nach rechts: Endigung im Hinterhorn, in der Mittelzone der grauen Substanz, im Vorderhorn (Reflexkollateralen), in den Clarke'schen Säulen und im gekreuzten Hinterhorn (hintere Kommissur); rot = Kollateralen der Vorderseitenstränge im allgemeinen; lila = Kollateralen der Kommissurenzellenaxonen; braun = Endigungsweise der Kollateralen der Pyramidenbahnen.

Taf. VI.



Verlag v. Fischer's med. Buchh.
H. Kornfeld, Berlin.

Lith. Anst. v. F. Wiessner
Berlin S.



Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

